

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1935

THÈSE

N°
687

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Marie-Louise VERRIER

DOCTEUR ÈS SCIENCES

DIRECTEUR-ADJOINT A L'ÉCOLE DES HAUTES-ÉTUDES

Née le 1^{er} avril 1904 à Vic-le-Comte (Puy-de-Dôme)

RECHERCHES SUR
L'HISTOPHYSIOLOGIE DE LA RÉTINE
DES VERTÉBRÉS
ET LES PROBLÈMES QU'ELLE SOULÈVE

Président : M. VERNE, Professeur

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1935

100



Digitized by the Internet Archive
in 2026

THÈSE
POUR LE
DOCTORAT EN MÉDECINE
(DIPLOME D'ÉTAT)

PAR

Marie-Louise VERRIER

DOCTEUR ÈS SCIENCES

DIRECTEUR-ADJOINT A L'ÉCOLE DES HAUTES-ÉTUDES

Née le 1^{er} avril 1904 à Vic-le-Comte (Puy-de-Dôme)

RECHERCHES SUR
L'HISTOPHYSIOLOGIE DE LA RÉTINE
DES VERTÉBRÉS
ET LES PROBLÈMES QU'ELLE SOULÈVE

Président : M. VERNE, Professeur

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1935

I. — Professeurs :

MM.

Anatomie.	ROUVIÈRE.
Physiologie.	LEON BINET.
Physique médicale.	STROHL.
Chimie médicale.	DESGREZ.
Bactériologie.	ROBERT DEBRÉ.
Parasitologie et histoire naturelle médicale.	BRUMPT.
Pathologie médicale et générale.	BAUDOUIN.
Pathologie chirurgicale.	CHEVASSU.
Anatomie pathologique.	ROUSSY.
Histologie.	CHAMPY.
Pharmacologie et matière médicale.	TIFFENEAU.
Thérapeutique.	HARVIER.
Hygiène et médecine préventive.	TANON.
Médecine légale.	BALTHAZARD.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.	LAIGNEL-LAVASTINE.
Pathologie expérimentale et comparée.	FIESSINGER.
Hydrologie thérapeutique et climatologie.	MAURICE VILLARET.
Clinique médicale	LOEPER.
	CARNOT.
	CLERC.
	MARCEL LABBÉ.
Hygiène et clinique de la première enfance.	LEREBoullet.
Clinique des maladies des enfants.	NOBECOURT.
Clinique des maladies mentales et des maladies de l'encéphale.	H. CLAUDE.
Clinique des maladies cutanées et syphilitiques.	GOUGEROT.
Clinique des maladies du système nerveux.	GUILLAIN.
Clinique des maladies infectieuses.	LEMIÈRE.
	CUNEO.
Clinique chirurgicale	GOSSET.
	GREGOIRE.
	LENORMANT.
Clinique ophtalmologique.	TERRIEN.
Clinique urologique.	MARION.
	BRINDEAU.
Clinique d'accouchements.	COUVELAIRE.
	JEANNIN.
Clinique gynécologique.	PROUST.
Clinique chirurgicale infantile et orthopédie.	OMBREDANNE.
Clinique thérapeutique médicale.	RATHERY.
Clinique oto-rhino-laryngologique.	LEMAITRE.
Clinique thérapeutique chirurgicale.	PIERRE DUVAL.
Clinique propédeutique.	SERGEANT.
Clinique de la Tuberculose.	BEZANÇON.
Clinique chirurgicale orthopédique de l'adulte.	MATHIEU.
	HOVELACQUE.
	MULON.
Professeurs sans chaire	OLIVIER.
	VERNE.
	MOCQUOT.

II. — Agrégés en exercice :

BÉNARD (HENRI).	DE GAUDART D'ALLAINES.	LANTUEJOUL.	PETIT-DUTAILLIS.
BERNARD (ETIENNE).	GAYET.	LAROCHE (GUY).	PIEDIELIEVRE.
JUSTIN-BESANÇON.	GIROUD.	LEMAIRE.	PORTES.
BOULIN.	HAGUENAU.	LEVEUF.	RICHET.
BULLIARD.	HALPHEN.	M ^{re} J. LÉVY.	SANNIE.
CATHALA.	HAZARD.	LEVY-VALENSI.	SÈNEQUE.
CHEVALLIER.	HUGUENIN.	MOREAU.	TROISIER.
DOGNON.	JOANNON.	MOULONGUET.	TURPIN.
FEY.	LABBÉ (HENRI).	MOUQUIN.	VIGNES.
GALLIARD.	LACOMME.	OBERLING.	WILMOTH.
GASTINEL.			

III. — Agrégés rappelés à l'exercice pour le service des examens :

ALGLAVE.	CHAILLEY-BERT.	NEVEU-LEMAIRE.	ZIMMERN.
BUSQUET.	LEROUX.		

IV. — Agrégés chargés de cours de clinique annexe à titre permanent :

ABRAMI.	DUVOIR.	CADENAT.	VELTER.
ALAJOUANINE.	LIAN.	GATELLIER.	ECALLE.
AUBERTIN.	PASTEUR VAL.	HEITZ-BOYER.	GUÉNIOT.
BRULÉ.	LERY-RADOT.	MOURE.	LE LORIER.
CHABROL.	SEZARY.	QUENU.	LÉVY-SOLAL.
CHIRAY.	BASSET.	SCHWARTZ.	METZGER.
DONZELOT.	BROCQ.		

V. — Chargés de cours :

CHAILLEY-BERT.	LEDoux-LEBARD.	WEIL-HALLÉ.	FREY.
----------------	----------------	-------------	-------

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.



A Monsieur le Docteur ETIENNE RABAUD
Professeur à la Sorbonne

A Monsieur le Docteur ROCHON-DUVIGNEAUD
Ophtalmologiste honoraire des Hôpitaux

A MON PRÉSIDENT DE THÈSE
Monsieur le Docteur VERNE
Professeur à la Faculté de Médecine



Je tiens également à dédier ce Mémoire, en témoignage d'affectueuse reconnaissance, à mon Cousin, M. P.-V. ROUGIER, qui, par son appui moral, fut le premier instigateur de mes recherches.

RECHERCHES SUR
L'HISTOPHYSIOLOGIE DE LA RÉTINE
DES VERTÉBRÉS ET LES PROBLÈMES QU'ELLE SOULÈVE

(avec 60 figures dans le texte).

A mon maître
M. le Professeur Et. Rabaud.

AVANT-PROPOS

Les recherches que je poursuis depuis neuf années sur les yeux et la vision des Vertébrés, plus spécialement des Poissons et des Reptiles, m'ont amenée à examiner dans quelle mesure les résultats que j'obtenais s'accordaient avec diverses théories relatives à la physiologie de l'œil.

La structure des cellules visuelles et leur fonctionnement m'ont, alors, apparu sous un aspect parfois différent, plus complexe et plus riche en conséquences que ne le permettent, souvent, les théories en cours.

L'étude de la vision, comme celle de tout problème biologique, ne peut être faite avec fruit que si l'on envisage tous ses aspects. Contrairement à ce que pensent bien des auteurs, l'histologie de la rétine ne permet pas, à elle seule, de résoudre la question. Elle doit être confrontée avec des faits d'ordre physiologique touchant les diverses parties de l'œil, et avec des faits relatifs au comportement et aux réactions des individus. Seul, l'ensemble de ces faits permet d'apprécier leurs possibilités et le rôle des organes.

C'est dans cet esprit que j'ai entrepris mes recherches sur l'œil et la vision des Vertébrés.

Au cours de ces recherches, j'ai, maintes fois, constaté que les travaux de la grande majorité de mes devanciers n'abordaient qu'un des côtés du problème et qu'à l'aide d'une documentation parfois incomplète, de recherches orientées dans une voie souvent fort étroite, ils tirent des conclusions sur les facultés visuelles de tel ou tel groupe d'animaux.

C'est ainsi, que des travaux de morphologie pure, indiquant la présence, plus ou moins exclusive, de cellules visuelles comparables aux bâtonnets ou aux cônes humains, servent d'appui à des conclusions sur la sensibilité lumineuse ou la sensibilité chromatique. Ces mêmes travaux traitent de l'acuité visuelle, ne tenant compte que du pouvoir séparateur de la rétine, abstraction faite des qualités de l'appareil dioptrique (signe de la réfraction et puissance de l'accommodation).

D'importants mémoires sur le pourpre rétinien étudient cette substance dans diverses rétines, sans donner d'indications précises sur les cellules visuelles avec lesquelles elle est en contact.

Dans d'autres cas, des hypothèses ont été bâties sur un petit nombre de faits, adoptés, sans contrôle, par plusieurs auteurs successifs. Ces hypothèses ont fini par prendre la valeur de principes établis et à servir de fondement à une théorie. Telle est la théorie de la dualité fonctionnelle des cellules visuelles.

De même, quelques faits précis, observés dans des cas très limités, ont suffi pour décider du rôle du pourpre rétinien, peu abondant dans certaines rétines où, par suite de sa rareté même, sa destruction, par la lumière, est rapide. On le donne comme très sensible à la lumière et l'on admet que toute rétine soumise à la lumière est dépourvue de pourpre. Or, un examen comparatif étendu eut abouti, comme nous le verrons, à des conclusions contraires.

Les recherches exposées ici apportent une série de faits nouveaux; pourtant, elles ne doivent être considérées que comme les résultats préliminaires d'une série d'études, actuellement en cours.

Je compte consacrer de prochains mémoires au développement des principaux chapitres de ce travail. Celui-ci n'est donc qu'une sorte de mise au point de l'état de mes recherches. Il comprend l'étude comparative de la forme des cellules visuelles de la rétine

de nombreux Vertébrés (j'en donne plus loin la liste, p. 11) et, aussi, l'étude de diverses manifestations de l'activité de ces cellules. C'est ainsi que les variations de la forme des cellules visuelles sous l'action de la lumière, les diverses parties de l'œil considérées comme filtre des radiations du spectre (pigment mélanique, boules colorées, cornées et cristallins jaunes), les substances, dites sensibilisantes, pour des radiations déterminées (pourpre rétinien) sont successivement étudiées, tant au point de vue de leur répartition que de leur rôle probable. Les données d'ordre pathologique et, surtout, les réactions des animaux à l'action d'une excitation lumineuse déterminée, tiennent, dans ce mémoire, une place aussi large que possible, en raison de l'intérêt que des faits de cet ordre fournissent pour l'appréciation des possibilités des organes visuels.

Cette manière d'envisager le problème de la vision conduit, tout d'abord, à exposer la théorie de la dualité des cellules visuelles.

INTRODUCTION

La physiologie de la rétine des Vertébrés est actuellement dominée par la théorie de la dualité de la vision. Cette théorie peut ainsi être schématisée : des éléments de deux sortes participent à la vision, les uns seraient sensibles aux radiations de grandes longueurs d'onde du spectre et ne fonctionneraient qu'en milieu très éclairé, les autres réagiraient aux radiations courtes et n'interviendraient qu'en lumière diffuse.

Quels sont les fondements de cette théorie : deux principaux, qui sont à l'origine ; les autres arguments invoqués par la suite n'étant, comme nous le verrons, que les corollaires de ces deux premiers. Ceux-ci se ramènent à des faits d'ordre morphologique ; en premier lieu, l'existence chez l'Homme de deux formes de cellules visuelles, désignées du nom de cônes et du nom de bâtonnets ; en deuxième lieu, la présence chez certains animaux diurnes de cellules toutes ou presque toutes de même forme que les cônes humains et, chez diverses espèces nocturnes, de rétines à cellules comparables aux bâtonnets de l'Homme.

Les différences d'ordre anatomique ou physiologique que l'on a cru pouvoir établir entre les cônes et les bâtonnets humains ont été admises, le plus souvent *a priori*, pour l'ensemble des rétines de Vertébrés. Ces différences, quelles sont-elles ? WALLS, récemment, en a dressé le tableau complet, résumant ainsi ses observations personnelles et les travaux antérieurs sur la question. Cônes et bâtonnets, d'après WALLS, s'opposeraient ainsi :

Bâtonnets

Un grand nombre d'entre eux se mettent en rapport avec une seule bipolaire.

Le segment externe, cylindrique, de volume maximum, afin d'avoir le maximum d'activité photochimique.

Cônes

Un seul, ou un petit nombre seulement correspond à une bipolaire.

Le segment externe est conique et de volume minimum.

Bâtonnets

Ils contiennent du pourpre lorsqu'ils sont adaptés à l'obscurité.

Ils s'allongent sous l'influence de la lumière et se contractent à l'obscurité, lorsqu'ils varient.

Ils dominent chez les animaux nocturnes.

Leur extrémité proximale est souvent dépourvue de branches latérales.

Les gouttes huileuses leur font défaut.

Il n'existe jamais de bâtonnets doubles, exception faite de ceux qui proviennent de cônes doubles (quelques Reptiles).

La chromatine nucléaire est en larges plaques.

Le noyau est très souvent au-dessous de la limitante externe.

Cônes

Ils ne contiennent jamais de pourpre.

Ils s'allongent à l'obscurité et se contractent sous l'influence de la lumière, lorsqu'ils varient.

Ils dominent chez les diurnes.

Ils se terminent toujours du côté interne par un nœud aborescent.

Les gouttes huileuses colorées y sont fréquentes.

Les cônes sont doubles chez tous les Vertébrés, sauf les Lamproies et les Mammifères.

La chromatine nucléaire se répartit en nombreux petits amas.

Le noyau est habituellement en contact avec la limitante externe.

De cette opposition, à la fois anatomique et physiologique, WALLS conclut qu'actuellement aucune théorie physiologique n'a de bases plus solides que celle de la théorie de la dualité de la vision.

Aux arguments précédents, d'autres sont venus s'ajouter.

Partant de l'idée que le pigment mélanique joue un rôle protecteur pour les cellules visuelles, vis-à-vis de l'excitant lumineux, on a admis que les migrations de la mélanine, le long des franges de l'épithélium pigmentaire, seraient en rapport avec les variations de forme des cellules pigmentaires. Il en résulterait que, selon l'activité diurne ou nocturne, le pigment viendrait recouvrir ou laisserait à découvert les cellules à bâtonnets et se comporterait, de façon inverse, lorsqu'il s'agit de cellules à cônes.

De même, les mouvements pupillaires, ayant pour certains le même rôle que les franges pigmentaires rétiniennes, il s'ensuivrait que la forme de la pupille et la mobilité de ses contours seraient en rapport immédiat avec la nature des cellules visuelles, l'habitat, le mode d'activité, et pourraient parfois compenser le rôle du pigment.

Les anatomo-pathologistes ont voulu parfois, eux aussi, trouver des arguments favorables à la théorie de la dualité. Ils ont établi un rapport entre divers signes cliniques de maladies telles que l'achromatopsie, l'hésperanopie congénitale ou acquise, la maladie de OGUCHI et les altérations de la structure de la rétine, portant principalement sur la couche des cônes et des bâtonnets.

Telles sont, très résumées, les bases de la théorie de la dualité de la vision et les arguments qui semblent l'étayer. Tels sont aussi les divers aspects de la physiologie des cellules visuelles que je vais examiner.

CHAPITRE PREMIER

LA MORPHOLOGIE COMPARÉE DES CELLULES VISUELLES

La rétine humaine est la mieux connue de toutes les rétines de Vertébrés, tant pour sa structure que pour ses fonctions. Ce que l'on sait d'elle a été très souvent étendu, *a priori*, à l'ensemble des Vertébrés. Il importe donc, avant toute étude comparée, de résumer l'état de nos connaissances sur les cellules visuelles de l'Homme.

Il est classique de les répartir en deux catégories, les cônes et les bâtonnets; il est également classique de les opposer par les caractères suivants :

Les cônes ont, sensiblement, la forme d'une bouteille. La section longitudinale du segment externe rappelle un triangle isocèle à base étroite. Le segment interne comprend deux parties. Immédiatement au-dessous du segment externe est une masse ovale, homogène, très colorable, réfringente à l'état frais; il s'agit là de l'*ellipsoïde* du cône, appelé aussi *corps intercalaire*. Cet ellipsoïde surmonte une région cylindrique, le *myoïde*, finement striée parallèlement au plus grand axe de la cellule, et dont la hauteur serait variable suivant l'éclairement de la rétine.

Les bâtonnets ont, sur toute leur longueur, la forme d'un cylindre à peu près régulier. L'article externe, dont la section longitudinale rappelle un rectangle étroit et très long, présente latéralement, sur les coupes, des séries de petites encoches, dues, pour les auteurs, à la pression des franges de l'épithélium pigmentaire.

L'article interne comprend, comme celui des cônes, deux parties. L'une, réduite, dont la section est celle d'un trapèze, d'aspect homogène et réfringent sur le vivant, à l'état frais, rappelle, à cet égard, l'ellipsoïde des cônes. L'autre, plus profonde, sensiblement ovale, striée en long, peut être rapprochée du myoïde. La comparaison est, de plus, étayée par ce fait que, sous l'influence de la

lumière ou de l'obscurité, la hauteur de cette portion de la cellule est susceptible de variations.

Telles sont, en résumé, les différences morphologiques admises entre les cônes et bâtonnets humains. Ces différences sont schématisées dans les figures suivantes, établies par GREEF et adoptées depuis, sans changement appréciable, dans les traités classiques d'histologie et de physiologie.

Ces figures nous permettront également d'apprécier les dimensions respectives de chacune des parties des deux sortes de cellules.

En ce qui concerne la constitution de ces différentes parties, que savons-nous ?

Cette constitution est la même en ce qui concerne la structure des cônes et des bâtonnets.

Dans les deux cas, un filament axial est entouré d'une gaine épaisse d'une substance d'origine mitochondriale, entourée d'une enveloppe de neurokératine, qui pourrait faire défaut, mais seulement à l'extrémité du bâtonnet. Cette substance est un lipoïde analogue à la myéline. A l'état frais, elle paraît striée transversalement et longitudinalement ; les stries longitudinales sont surtout nettes sur les bâtonnets. La striation transversale s'accroît sous l'action des réactifs. Le segment externe, dans les deux cas, paraît alors formé d'une série de disques empilés. La substance de ces disques se colore en jaune par le picro-carmin. Elle se colore par la méthode de WEIGERT employée pour la myéline des fibres nerveuses. Elle réduit l'acide osmique. Les réactions paraissent, parfois plus nettes dans le cas des bâtonnets, mais, peut-être, s'agit-il là d'une plus grande quantité de substance.

Dans les deux cas, l'ellipsoïde est parcouru par un ensemble de filaments qui demeurent distincts dans le cas des cônes ; ils se réunissent, en un tronc unique, au niveau du myoïde, dans le cas des bâtonnets. Toutefois tronc unique ou faisceau de filaments traversent le myoïde et gagnent le corps de la cellule.

Le myoïde, éosinophile, coloré en jaune par le picro-carmin, est, dans les deux cas, chargé de glycogène, celui-ci se produirait à l'obscurité et se détruirait à la lumière. Ce mécanisme est particulièrement net dans le cas des cellules à cônes. Les noyaux des deux sortes de cellules présentent, eux aussi, quelques différences : les noyaux des cônes, plus près de la limitante externe, posséderaient un grain de chromatine, ceux des bâtonnets en auraient deux.

Enfin, les bâtonnets se terminent du côté interne par un prolongement pourvu d'une boule; quant aux cônes ils ont un pied plus ou moins ramifié.

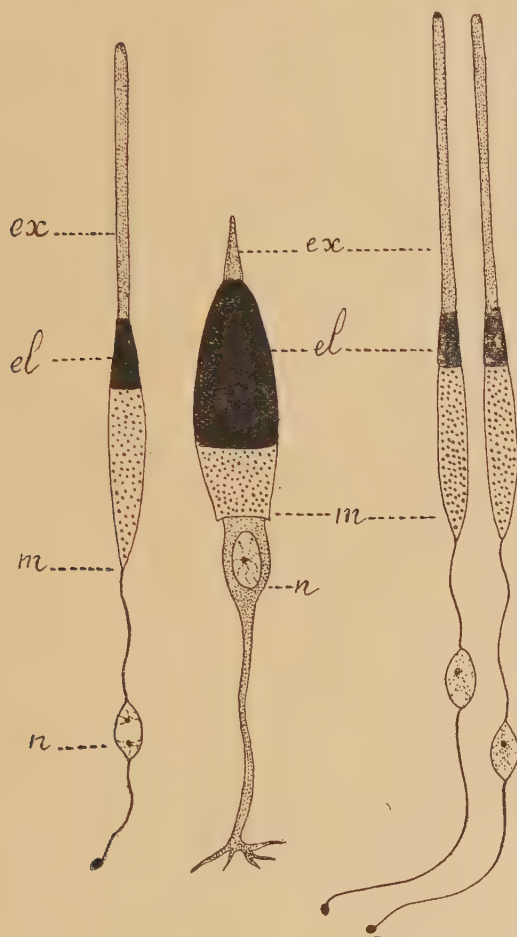


Fig. 1. — Cellules visuelles humaines demi-schématiques (d'après Cajal). Les deux dessins de gauche se rapportent à la périphérie rétinienne, les deux dessins de droite à la fovea.
el, ellipsoïde; *ex*, segment externe; *m*, myoïde; *n*, noyau.

Une autre différence existe, importante en ce qui concerne la théorie de la dualité. A l'obscurité et au contact de l'épithélium pigmentaire, le segment externe des bâtonnets se chargerait de

pourpre rétinien. Les cônes paraissent n'en jamais supporter. Mais la production de pourpre ne semble provoquer, jusqu'à plus ample informé, de changement dans la forme des segments externes des bâtonnets. En tout cas, le pourpre paraît prendre naissance en dehors des cellules visuelles.

Il résulte de ces diverses comparaisons que si la forme générale des cônes et des bâtonnets présente, d'un type d'élément à l'autre, des différences sensibles (et, à cet égard, les schémas de GREEF, universellement adoptés, sont particulièrement démonstratifs), il n'en est pas ainsi quand l'on oppose chacune à chacune leurs parties homologues. Les segments externes, notamment, auxquels on attribue très généralement un rôle primordial dans la physiologie des cellules visuelles, sont très comparables quant à la nature de leurs substances constitutives. Il en est de même de l'ellipsoïde et du myoïde. Seule, varie, la quantité de substance formant les diverses parties de chaque élément.

Cette identité de constitution se conçoit très bien lorsqu'on suit le développement de ces cellules. A un stade assez avancé du développement de l'œil, la couche cellulaire, la plus externe de la membrane, qui sera ultérieurement la rétine, présente, à la périphérie, une série de bourgeons, première ébauche des segments internes et externes des cellules visuelles.

Au niveau de ce qui sera le segment externe et suivant son axe s'individualisent deux centrioles.

De l'un d'entre eux part un filament qui sera l'axe du segment externe, dans les deux cas. Autour de cet axe, se forme la gaine myélinique d'origine mitochondriale. Le segment externe, qu'il s'agisse d'un cône ou d'un bâtonnet, rappelle ainsi un dérivé ciliaire. La notion est actuellement classique. La Salamandre a fourni une série de stades comparables à ceux que l'on décrit chez l'Homme. Nous croyons donc pouvoir renvoyer aux dessins relatifs au développement visuel de cette espèce, comme représentant les stades intermédiaires à ceux que l'on connaît chez l'Homme, pour lequel le matériel d'études est forcément insuffisant.

Le développement des cellules visuelles, comme la composition des différentes parties des cellules de l'adulte, est donc très comparable, que l'on ait affaire à des cellules à cônes ou à des cellules à bâtonnets. Seule, l'une ou l'autre des parties prend une importance plus ou moins marquée, qui se traduit dans la forme de la

cellule définitive. Ces différences, d'ordre morphologique, paraissent, de prime abord, et d'après les schémas de GREEF, assez marquées. L'impression change lorsqu'on examine des dessins de cellules visuelles humaines, exécutés scrupuleusement d'après des préparations de tissus convenablement fixés. A cet égard, un travail récent de WALLS renferme des dessins de cellules visuelles particulièrement démonstratifs.

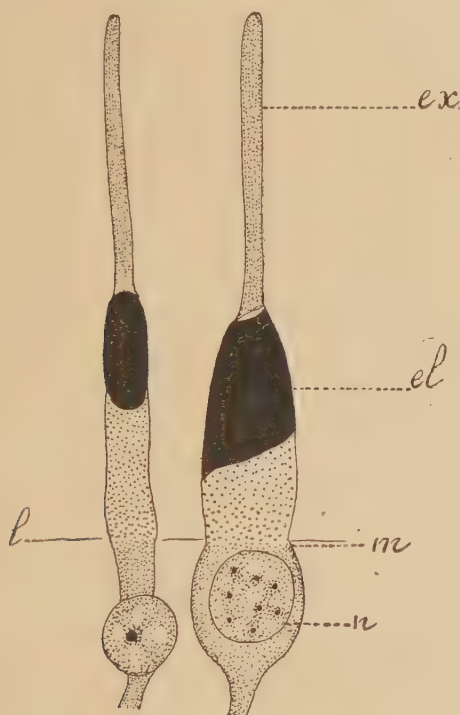


Fig. 2. — Bâtonnet (à gauche) et cône (à droite) de la rétine extra-maculaire de l'Homme, d'après Walls. $\times 1500$.

el, ellipsoïde; *ex*, segment externe; *l*, limitante externe; *m*, myoïde; *n*, noyau.

De ces dessins, en effet, résulte que les seules différences entre cônes et bâtonnets consistent en une plus grande épaisseur de l'ellipsoïde; segment externe, myoïde, position du noyau par rapport à la limitante externe, sont identiques.

La comparaison des cellules visuelles foveales et extra foveales est encore plus démonstrative. Elle montre l'impossibilité d'établir

une différence morphologique entre les bâtonnets de la périphérie de la rétine et les cellules visuelles foveales ; et l'on ne conçoit pas pourquoi CAJAL et ses successeurs les désignent du nom de cellules à cônes (fig. 1).

Ainsi, les deux formes classiques, si nettement tranchées, des cellules visuelles humaines, cônes et bâtonnets, sont des termes extrêmes que relie toute une série de multiples intermédiaires. Cette diversité morphologique dans une même rétine se retrouve-t-elle en d'autres cas et en d'autres conditions ? Pour essayer de résoudre ce problème, j'ai comparé des types de rétines très variées appartenant aux animaux suivants :

Sélaciens.

<i>Scyllium canicula</i> Cuv.	<i>Raja clavata</i> L.
<i>Scyllium catulus</i> Cuv.	<i>Raja batis</i> L.
<i>Mustelus vulgaris</i> Müll. et Henl.	<i>Raja punctata</i> Riss.
<i>Acanthius vulgaris</i> Riss.	<i>Raja miraletus</i> L.
<i>Torpedo marmorata</i> Riss.	<i>Raja asteria</i> Müll. et Henl.
	<i>Myliobatis aquila</i> Dum.

Téléostéens.

<i>Syngnathus acus</i> L.	<i>Lophius piscatorius</i> L.
<i>Hippocampus brevisrostris</i> Cuv.	<i>Mullus barbatus</i> L.
<i>Siphonostoma typhle</i> L.	<i>Trachurus trachurus</i> L.
<i>Nerophis ophidion</i> L.	<i>Trigla corax</i> Bp.
<i>Uranoscopus scaber</i> L.	<i>Scorpæna scrofa</i> L.
<i>Trachinus draco</i> L.	<i>Scorpæna porcus</i> L.
<i>Blennius pavo</i> Rino.	<i>Serranus cabrilla</i> Cuv.
<i>Blennius ocellaris</i> L.	<i>Serranus scriba</i> Cuv.
<i>Blennius gattorugine</i> L.	<i>Perca labrax</i> L.
<i>Blennius palmicornis</i> L.	<i>Perca fluviatilis</i> L.
<i>Pholis gunnellus</i> L.	<i>Mugil capito</i> Cuv.
<i>Gadus morrhua</i> L.	<i>Scomber scomber</i> L.
<i>Motella maculata</i> Rino.	<i>Sargus rondeletti</i> C. V.
<i>Phycis blennoïdes</i> Brunn.	<i>Sargus annularis</i> Geoffr.
<i>Gobius lota</i> L.	<i>Box salpa</i> C. V.
<i>Gobius jozo</i> L.	<i>Chrysophrys aurata</i> Cuv.

Crenilabrus mediterraneus L.
Crenilabrus pavo Brunn.
Labrus mixtus L.
Lbarus turdus L.
Labrus viridis L.
Julis giofredi Risso.
Julis vulgaris Flem.
Gasterosteus aculeatus L.
Pleuronectes flesus L.
Rhombus lævis Gottsche.
Arnoglossus.
Cyprinus carpio L.
Carassius auratus L.
Rhodeus amarus L.
Tinca tinca L.
Scardinius erythrophthalmus L.
Salmo fario L.
Salvelinus fontinalis Mittchill.
Esox lucius L.

Aleposomus schmidti Angel et Verrier.
Chauliodus slaonei Bloch et Schneider.
Idiacanthus ferox Günther.
Cyclothone microdon Günther.
Cyclothone signata Günther.
Argyrolepecus hemygimnus.
Sternoptyx diaphana Herm.
Lampanyctus Macropterus Tanniugi Angel et Verrier.
Lampanyctus Joubini Angel et Verrier.
Diaphus splendidum Brauer.
Ameiurus nebulosus Lesueur.
Clarias batrachus L.
Anguilla anguilla L.
Conger vulgaris Cuv.

Batraciens.

Proteus anguinus Laur.
Salamandra maculosa Laur.
Euproctus asper Dug.
Triton palmatus Schneid.
Triton vulgaris Laur.
Triton alpestris Laur.

Triton cristatus Laur.
Bufo vulgaris Laur.
Bufo calamita Laur.
Rana esculenta L.
Rana temporaria L.

Reptiles.

Crocodilus cataphractus Cuvier.
Alligator mississippiensis Daudin.
Acanthodactylus scutellatus Dum. et Bibron.
Lacerta muralis var. *Bedriagæ* Camerano.

Lacerta viridis.
Zootoca Zootoca Jacquin.
Auguis fragilis L.
Trogonophis Wiegmanni Gray.
Scincus officinalis Laur.
Gongylus ocellatus Gmelin.
Cameleon vulgaris L.

Agama Tournevillei Lataste.
Varanus arenarius Dumeril et
 Bibron.
Varanus niloticus L.
Iguana tuberculata Laur.
Coluber longissimus Laur.
Zamenis gemonensis Laur.

Tropidonotus piscator.
Hypsirhina enhydris.
Natrix natrix L.
Natrix viperinus Latreille.
Cerastes vipera Wagl.
Vipera aspis L.
Cistudo orbicularis L.

Oiseaux.

Accipiter nisus L.
Athene noctua Scop.
Tyto alba L.
Corvus corone L.
Corvus monedula L.
Phasianus colchicus L.
Gallus domesticus L.
Passer domesticus L.
Columba palumbus L.

Streptopelia risoria L.
Turdus musicus L.
Turdus merula L.
Accentor modularis L.
Parus cæruleus L.
Orites caudatus L.
Pica caudata L.
Sturnus vulgaris L.

Mammifères.

Crocidura mimula Miller.
Erinaceus europæus L.
Miniopterus Schreibersi Nat-
 ter.
Felis domestica L.
Sciurus vulgaris L.
Eliomys nitella Schreb.
Mus decumanus Pall.
Mus musculus L.

Cavia porcellus L.
Lepus europæus Pall.
Lepus cuniculus L.
Mesocricetus auratus Walter.
Meriones Shawi Lataste.
Sus scrofa L.
Bos taurus L.
Ovis aries L.

Il serait fastidieux de décrire une à une les cellules visuelles des rétines de ces différents animaux. Une telle énumération obligerait aussi à des répétitions ; plusieurs espèces peuvent, en effet, présenter les mêmes éléments récepteurs rétiniens. Il est préférable de décrire quelques formes de cellules visuelles, en indiquant les divers animaux qui possèdent des cellules de même forme ou de forme très voisine.

Ces descriptions s'adressent le plus souvent à des espèces incomplètement étudiées ou même non étudiées à cet égard. Elles compléteront ainsi pour une large part les travaux antérieurs de SCHULTZE, PAPPEHEIM, GREEFF, MULLER, CAJAL, BRAUER, KARSTEN, KALT, CARRIÈRE, HESS, MORANO, SCHWALBE, FRANZ, DETWILER et LAURENS, TAFANI, PÜTTER, WALLS.

Les cellules visuelles du Poisson-Chat sont de deux sortes, les unes, de grande taille (pour les dimensions, se rapporter à la figure) comprennent, depuis la couche pigmentaire jusqu'à la limitante externe : *a*) une partie cylindrique et allongée, se colorant comme un segment externe de bâtonnet et présentant la même structure, c'est-à-dire un amas de disques empilés ; *b*) une partie globuleuse, très colorable, comparable à l'ellipsoïde des cellules visuelles précédemment décrites ; *c*) de là, partent deux minces prolongements qui, en s'unissant, délimitent un espace triangulaire et forment un mince filament ; celui-ci s'étend, sur une longueur au moins égale à celle des autres parties de la cellule, jusqu'à la limitante externe où il entre en contact avec le noyau. Par sa situation, mais non par ses dimensions, ce filament peut être assimilé au myoïde des cellules visuelles humaines.

Dans leur ensemble, ces cellules du Poisson Chat se rapprochent des bâtonnets types par leur segment externe, long et cylindrique, bien que d'un diamètre supérieur à celui du segment externe des bâtonnets humains. En revanche, ellipsoïde et myoïde ne ressemblent nullement, leur situation respective mise à part, à ceux d'un bâtonnet type. Ils ne se rapprochent pas davantage des cônes.

Ces éléments, de grande taille, alternent régulièrement avec des cellules plus petites dont les caractères sont ceux d'un bâtonnet humain ; toutefois la hauteur du segment externe est, au moins, égale à la hauteur totale de la cellule.

Des cellules visuelles à segment externe cylindrique et large existent aussi chez un autre Siluridé, le *Clarias batrachus* ; mais, ce segment surmonte deux parties globuleuses, colorables comme un ellipsoïde ; le myoïde, extrêmement court et large, ne rappelle en rien le long filament des cellules des *Ameiurus*. La rétine de *Clarias* ne renferme que cette seule sorte d'éléments récepteurs.

Des cellules, comparables les unes à celles de l'*Ameiurus*, les autres à celles du *Clarias*, coexistent dans la rétine des Grenouilles. Les premières sont dites *bâtonnets à massue*, bien qu'elles présentent, avec les bâtonnets types, les différences que j'ai indiquées chez les Silures. Les secondes présentent un ellipsoïde surmontant aussi une deuxième région globuleuse; mais, celle-ci apparaît, sur les coupes, comme un disque clair. Etant constituée, en grande partie, par des composés lipoidiques, elle se dissout

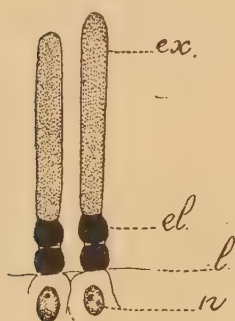


Fig. 3. — Cellules visuelles de Poisson-Chat (*Ameiurus nebulosus* Lesueur) $\times 950$.

el., segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex.*, segment correspondant au segment externe; *l.*, limitante externe; *n*, noyau.

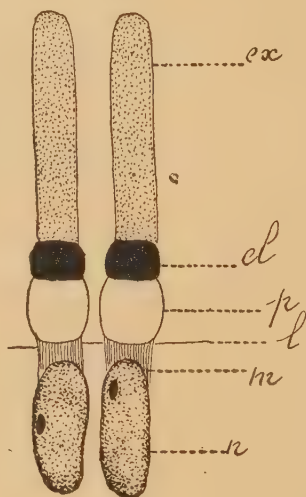


Fig. 4. — Cellules visuelles d'*Euproctus asper* Dug. $\times 950$.

el., segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex.*, segment correspondant à segment externe; *l.*, limitante externe; *m*, myoïde; *n*, noyau; *p*, paraboloïde.

presque totalement dans les réactifs employés lors de la confection des coupes.

Ce second type de cellules, fréquent chez les Grenouilles et les Crapauds, est tout à fait comparable à la majorité des éléments récepteurs des cellules visuelles des Tritons. Il s'agit, encore, d'éléments presque régulièrement cylindriques dont le segment externe occupe les deux tiers de la hauteur totale. A ce segment externe font suite un ellipsoïde et un paraboloïde identiques à ceux des Anoures. Ces éléments voisinent avec d'autres plus petits dont le segment externe n'atteint pas la moitié de la hauteur totale de la

cellule, mais où l'on retrouve les diverses autres parties des cellules de grande taille, précédemment indiquées.

Les noyaux sont identiques, tant par leur forme et leur structure, que par leur situation relativement à la limitante externe. On donne à cette première catégorie d'éléments le nom de bâtonnets et le nom de cônes à la seconde. En réalité, ces « bâtonnets » et ces « cônes » diffèrent, considérablement, des types classiques et ne s'opposent que par les dimensions de leur segment externe.

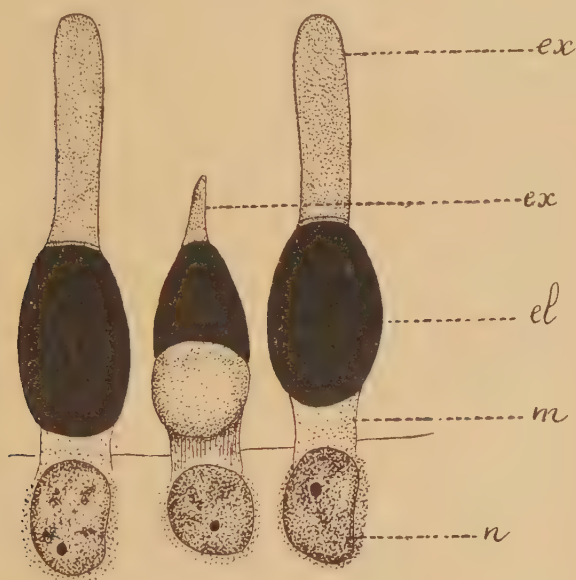


Fig. 5. — Cellules visuelles de *Crocodilus Cataphractus* Cuvier. $\times 1200$
el, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *m*, myoïde; *n*, noyau.

Les cellules visuelles des Geckos sont très voisines de ces bâtonnets cylindriques, leur paraboloïde est pourtant plus développé. On les désigne aussi du nom de bâtonnets; mais, ils n'ont, avec le type classique, qu'un seul point commun, la hauteur du segment externe.

Les différences sont bien plus marquées. Elles portent sur la largeur de ce même segment, sur la forme et les dimensions de l'ellipsoïde, la présence du paraboloïde, la réduction du myoïde. Par certains caractères (structure, situation), le paraboloïde donne

l'impression d'une goutte huileuse et par là, s'établit un rapprochement entre les cellules visuelles du Gecko et certains cônes de Reptiles et d'Oiseaux que je décrirai plus loin ; mais, l'aspect du segment externe et du paraboloïde empêche toute assimilation vraie.

Les cellules visuelles des Crocodiles méritent aussi de retenir l'attention, tout spécialement celles d'*Alligator mississippiensis* et de *Crocodylus cataphractus*. Un volumineux segment externe, dont la forme et la structure sont celles du segment externe des cellules visuelles des Grenouilles, des Silures, des Tritons, des Geckos, se continue par un ellipsoïde dont la forme et les dimensions, relativement aux autres parties de la cellule, ne rappellent en rien l'ellipsoïde des mêmes animaux ; en revanche elles sont tout à fait comparables à l'ellipsoïde d'un cône classique. Il en est de même du myoïde.

Ces cellules sont-elles des bâtonnets ou des cônes ? Evidemment, leur segment externe est celui des prétendus bâtonnets des Silures, des Batraciens et des Geckos ; or, j'ai indiqué plus haut, les différences qui séparent ces segments et les parties correspondantes du type classique. De plus, le segment externe mis à part, les autres parties de la cellule sont celles d'un cône.

Silures, Batraciens, Geckos, Crocodiles, fournissent des exemples de cellules visuelles à segment externe volumineux, mais il est d'autres types où ce segment externe, au moins aussi long, devient beaucoup plus étroit, tout en conservant la forme cylindrique. Dans les premiers cas, la largeur de ce segment est le $\frac{1}{4}$ ou le $\frac{1}{5}$ environ de la hauteur, dans les seconds cas, cette même largeur oscille entre le $\frac{1}{7}$ et le $\frac{1}{10}$ de la hauteur.

Tel est le cas de certaines cellules visuelles de nombreux Oiseaux diurnes. Chez les Passereaux, Colombins, Gallinacées et Rapaces diurnes, on observe, en effet, dans une même portion de rétine, deux sortes de cellules, les unes, de grandes tailles, les autres, plus petites, que je décrirai en premier lieu.

Ces cellules présentent un segment externe à peu près régulièrement cylindrique, bien que, parfois, l'extrémité distale s'amincisse. Ce segment surmonte un ellipsoïde, tronconique, qui coiffe une

goutte huileuse de contour régulièrement arrondi. Un myoïde, court et épais, au moins lorsqu'il s'agit de rétines éclairées, réunit goutte huileuse et noyau.

Par leur segment externe, on pourrait voir dans ces éléments, des cellules comparables aux prétendus bâtonnets des Silures et des Batraciens ; mais, ni l'ellipsoïde, ni la goutte huileuse, ne permet-

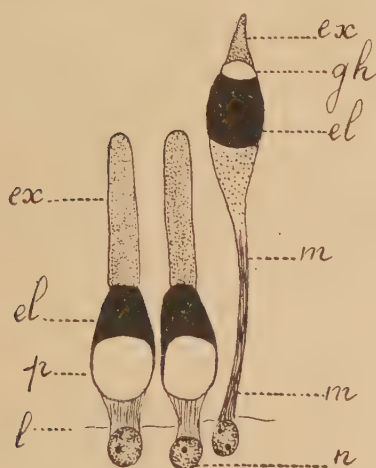


Fig. 6. — Cellules visuelles d'*Accipiter nisus* L. $\times 1200$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *gh*, goutte huileuse ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau ; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

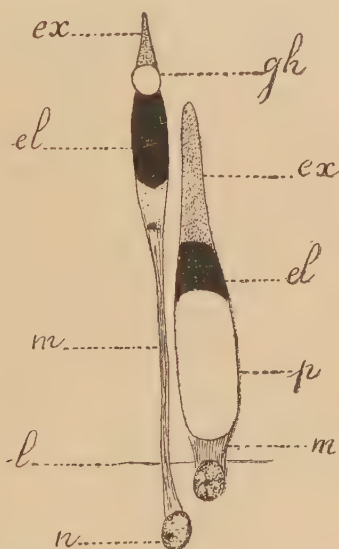


Fig. 7. — Cellules visuelles de *Sturnus vulgaris* L. $\times 1200$.

Mêmes indications que pour la figure 6.

tent de les rapprocher, soit des bâtonnets, soit des cônes humains.

Les cellules de grande taille qui alternent avec ces éléments ont des caractères bien différents. Un segment externe, ayant tout à fait l'aspect d'un cône classique, fait suite à une goutte huileuse de dimension réduite, et à un ellipsoïde qui est un ellipsoïde de cône. En revanche, le myoïde des cellules est deux fois plus long que le reste de l'élément (segment externe, goutte huileuse, ellipsoïde) ; sa forme et ses dimensions sont celles d'un bâtonnet typique. Il est, également, à noter que les noyaux de ces deux sortes de cellules occupent, par rapport à la limitante externe, sensiblement la même

situation et ne se distinguent par aucune particularité de structure.

Des cellules, dont le segment externe est semblable à celui des plus petites cellules des rétines d'Oiseaux diurnes, existent, également, chez de nombreux Reptiles. WALLS a donné, à ce sujet, des documents fort intéressants : chez *Hypsiglena ochrorhynchus*, par exemple, un segment externe cylindrique est en contact avec un ellipsoïde globuleux. Mais, toute goutte huileuse et tout paraboloïde font défaut. Ces cellules se rapprochent donc des « bâtonnets » cylindriques des Amphibiens, des *Clarias*, de certaines cellules d'Oiseaux

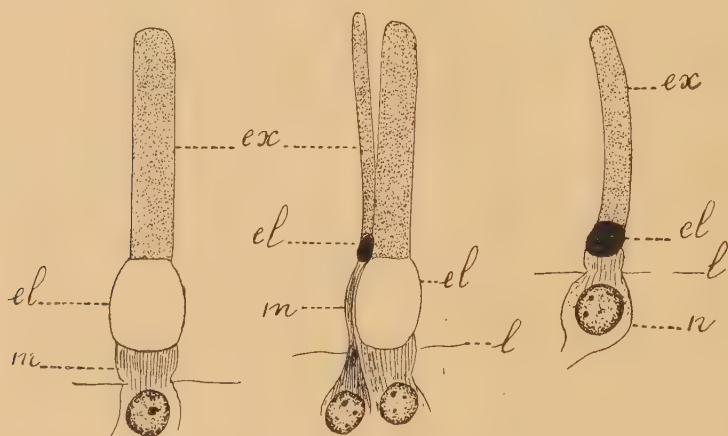


Fig. 8. — Cellules visuelles d'*Hypsiglena ochrorhynchus*, d'après WALLS. $\times 1200$.

el, ellipsoïde ; *ex*, segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, myoïde ; *n*, noyau.

diurnes, par les caractères du segment externe et de l'ellipsoïde ; mais elles s'en éloignent par l'absence de toute inclusion lipodique entre l'ellipsoïde et le myoïde. Des cellules semblables sont, également, indiquées par WALLS chez une Tortue, *Chelydra serpentina*. Elles représentent, évidemment, un type d'éléments récepteurs différents de ceux que je viens de décrire.

D'autres Reptiles, étudiés par WALLS, présentent des rétines d'un type différent ; ce sont, notamment, deux Lézards (*Xantusia riversiana*, *Sphenodon punctatus* fig. 9 et 10) et un Gecko (*Coleonyx variegatus*).

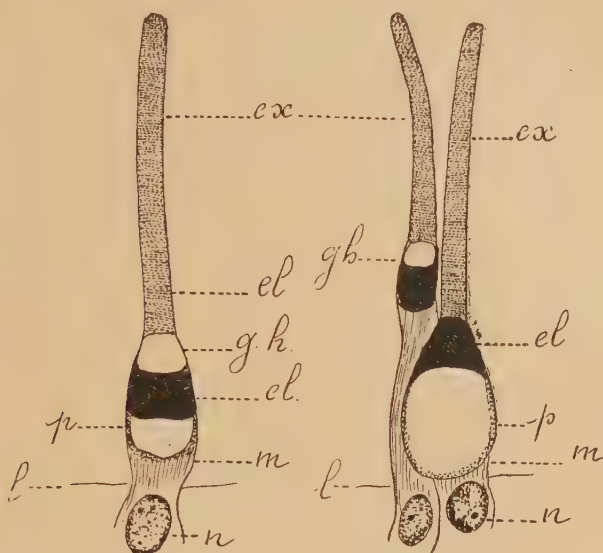


Fig. 9. — Cellules visuelles de *Xantusia riversiana*. $\times 1200$. D'après WALLS.

gh, goutte huileuse; el, segment correspondant à l'ellipsoïde; ex, segment correspondant au segment externe; l, limitante externe; m, segment correspondant au myoïde; n, noyau; p, segment correspondant au paraboloïde.

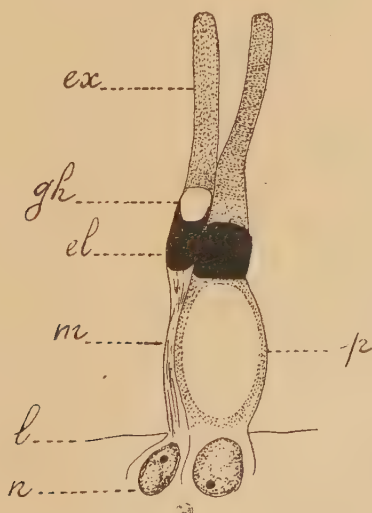


Fig. 10. — Cellules visuelles de *Sphenodon (Hatteria) punctatus*, d'après WALLS. $\times 1000$.

Mêmes indications que pour la fig. 9.

Chez les deux premiers, à un segment externe cylindrique fait suite une goutte huileuse, puis un ellipsoïde tronconique et un paraboloidé volumineux. Le segment externe est celui d'un « bâtonnet » de Batraciens — mais plus haut et plus mince — et de Silures. Les rapports de la goutte huileuse font penser à un « cône » d'Oiseau

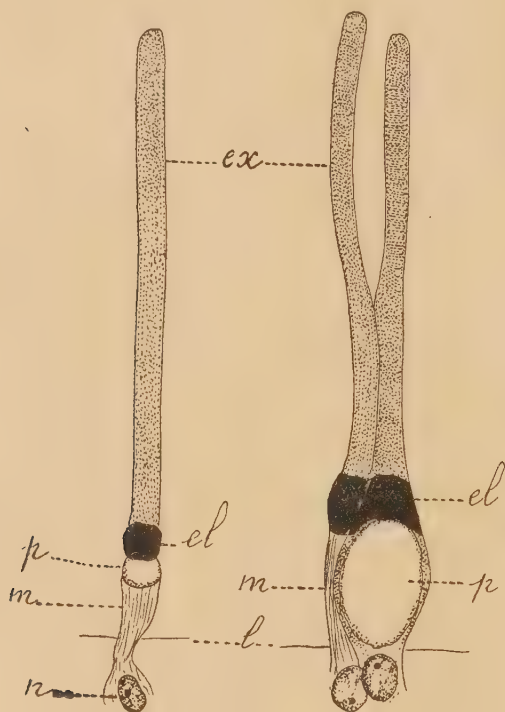


Fig. 11. — Cellules visuelles de *Coleonyx variegatus*. $\times 1000$, d'après WALLS.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau; *p*, segment correspondant au paraboloidé.

ou de Lézard, l'ellipsoïde, également, de même que le myoïde; en revanche, le paraboloidé est celui des « bâtonnets » de l'un des animaux précédemment énumérés.

Ces éléments coexistent avec d'autres qui sont dépourvus de gouttes huileuses, mais dont les diverses autres parties sont celles des cellules précédemment décrites. De tels éléments se rencontrent aussi chez *Coleonyx variegatus* (fig. 11).

Un type de cellules différent encore des précédents est à signaler. Je l'ai observé chez une Couleuvre d'Indo-Chine, *Hypsirrhina enhydris*. Un segment externe cylindrique, mais dont la largeur, plus réduite que celle du segment externe des cas précédents, fait penser à un bâtonnet typique de Mammifères, s'allie à un ellipsoïde et à un myoïde dont les caractères sont ceux d'un cône des mêmes animaux (fig. 12).

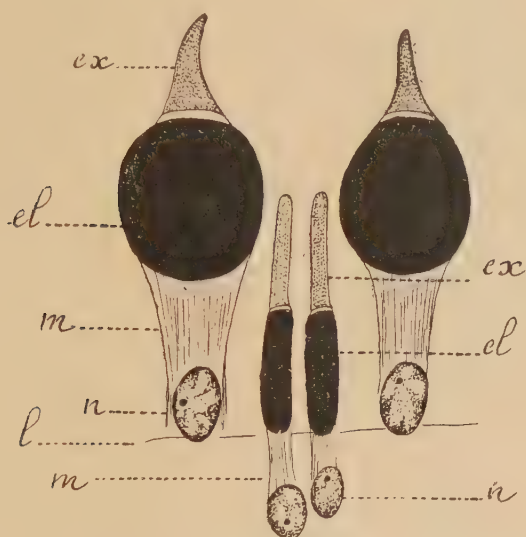


Fig. 12. — Cellules visuelles d'*Hypsirrhina enhydris*. $\times 1500$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

Les divers types que je viens de décrire ont un caractère commun. Tous présentent un segment externe nettement cylindrique. Il en est une série d'autres où le segment externe s'allonge et s'amincit, jusqu'à paraître filiforme sur sa plus grande longueur ; la base, en contact avec l'ellipsoïde, est plus ou moins élargie dans la majorité des cas.

De nombreuses cellules visuelles de Mammifères, de Téléostéens et de Cyclostomes (fig. 13) présentent ce caractère. Telles sont celles

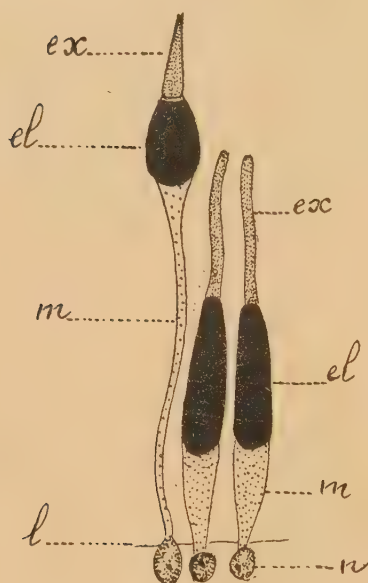


Fig. 13. — Cellules visuelles de *Petro-myzon marinus* (d'après une préparation du Dr A. ROCHON-DUVIGNEAUD).
× 1000.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

Fig. 14. — Cellules visuelles de *Sus scrofa*. × 1800.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

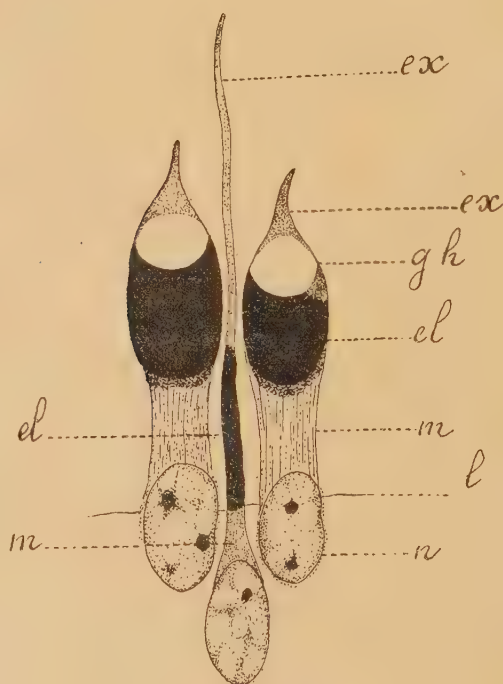


Fig. 15. — Cellules visuelles de *Blennius ocellaris*. $\times 870$ (région extra-fovéale).

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

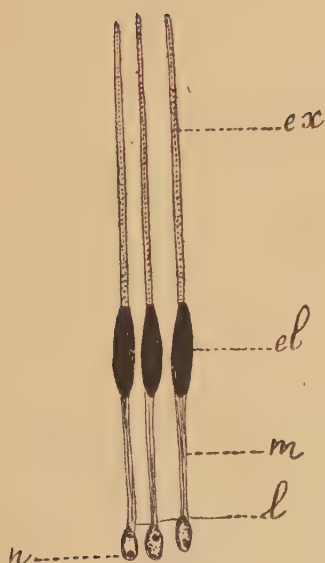
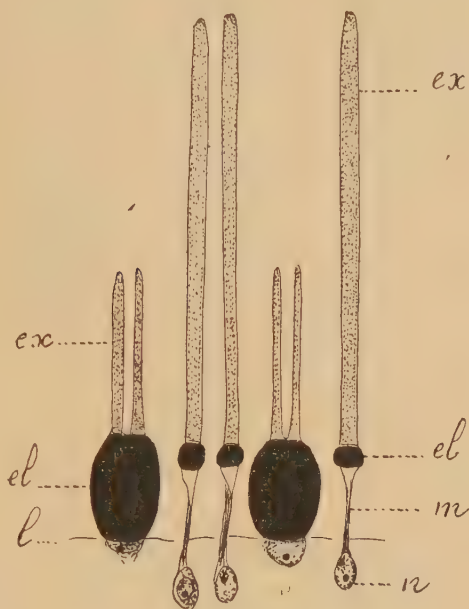


Fig. 16. — Cellules visuelles de *Blennius ocellaris* (fovea). $\times 870$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

des Ruminants, des Porcins (fig. 14), des Carnassiers, des Primates. Un segment externe, très long et très mince, fait suite à



Fig. 17. — Cellules visuelles de *Pholis gunellus* (région extra-fovéale). $\times 870$.

el., segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex.*, segment correspondant au segment externe; *l.*, limitante externe; *m.*, segment correspondant au myoïde; *n.*, noyau.

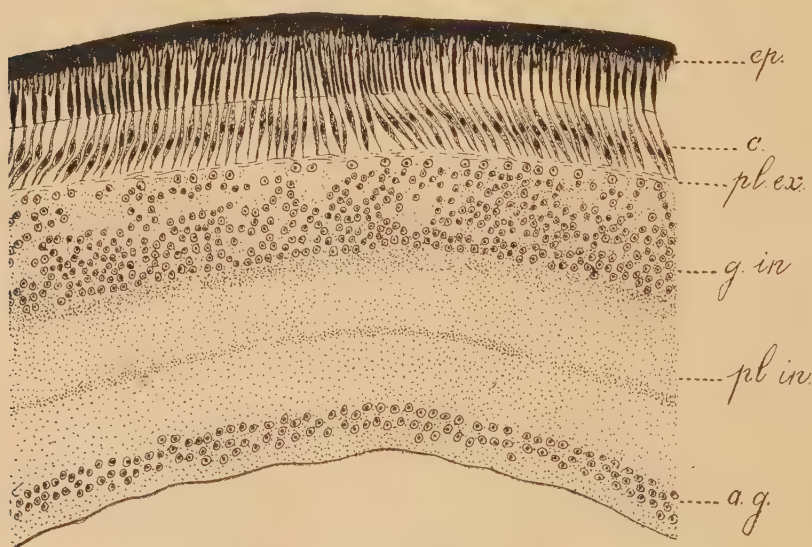


Fig. 18. — Rétine de *Pholis gunellus* (fovea). $\times 170$.

c., cellules visuelles; *cg.*, cellules ganglionnaires; *ep.*, épithélium pigmentaire; *g. in.*, grains internes; *pl. ex.*, couche plexiforme externe; *pl. in.*, couche plexiforme interne.

un ellipsoïde globuleux et à un myoïde, également long et mince. L'ensemble réalise le type classique des cellules dites à bâtonnets. Ce même type est offert par divers Téléostéens (Cyprins, Salmo-

nides, Blenniidés (fig. 15), Scorpaenidés, Labridés, Percidés, Pleuronectes). Généralement, ces cellules sont alors groupées par faisceaux de 3 à 5 environ ; les faisceaux sont séparés par une cellule visuelle d'un autre type que je décrirai plus loin.

Enfin, les cellules des régions fovéales et périfovéales, quelle que soit l'espèce à laquelle elles appartiennent, présentent tous



Fig. 19. — Cellules visuelles d'*Agama Tournevillei*, région extra-fovéale. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse ; el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; ex, segment correspondant au segment externe ; n, noyau ; p, segment correspondant au paraboloïde.

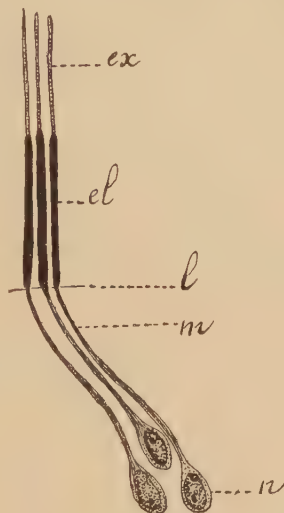


Fig. 20. — Cellules visuelles d'*Agama Tournevillei*, région fovéale. $\times 1200$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; ex, segment correspondant au segment externe ; l, limitante externe ; m, segment correspondant au myoïde ; n, noyau.

ces caractères. J'ai étudié les foveæ de divers Lophobranches (*Hippocampes*, *Syngnates*, *Nerophis*), des Blennies (*Blennius ocellaris* (fig. 15 et 16), *gattorugine*, *pavo*), des Pholis (*Pholis gunellus*) (fig. 17 et 18), des Girelles (*Julis vulgaris* et *Julis giofredi*), des Serrans (*Serranus cabrilla* et *Serranus scriba*). Parmi les Reptiles, celles du Caméléon, des Agames (fig. 19 et 20), de *Varanus arenarius* et d'*Iguana tuberculata* (fig. 21, 22 et 23), et aussi celles de nombreux Oiseaux (*Colombins*, *Passereaux* et *Rapaces*). Chez tous, j'ai observé des cellules à segment externe, ellipsoïde et myoïde à tel point amincis et allongés que la cellule toute entière est filiforme. Les trois parties principales de la cellule sont alors de longueur sensiblement égale.

A mesure que l'on s'éloigne de la dépression fovéale, les cellules diminuent progressivement de hauteur ; chacune des parties se raccourcit en s'épaississant et prend peu à peu, soit l'aspect d'un cône typique, soit l'aspect d'une cellule qui, à bien des égards, se rapproche d'un de ces cônes, comme je l'indiquerai ultérieurement. Lorsque ces cellules périphériques sont chargées de gouttes huileuses, la goutte se réduit progressivement à mesure que l'on gagne les portions de rétine voisine de la fovea. Au fond même de la fovea, on ne peut les retrouver sur des coupes.

Ces variations de la forme d'un même type de cellules visuelles, dans une même rétine, sont identiques à celles que l'on observe dans la rétine humaine.

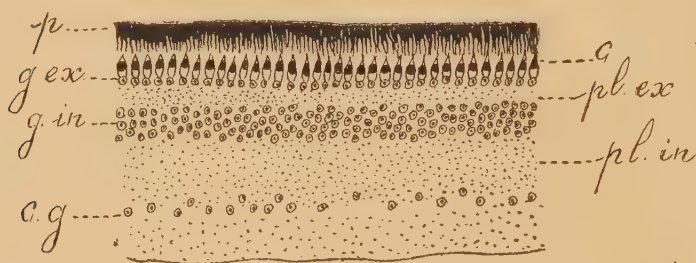


Fig. 21. — Rétine d'*Iguana tuberculata* (région extra-fovéale). $\times 170$.

c, cellules visuelles ; *cg*, cellules ganglionnaires ; *g. ex*, couche des grains externes ; *g. in*, couche des grains internes ; *p*, pigment ; *pl. ex*, couche plexiforme externe ; *pl. in*, couche plexiforme interne.

Une exception est à faire, cependant, pour le cas de la Chouette chevêche. Les cellules extrafovéales ne diffèrent pas beaucoup des cellules de la fovea. Au niveau de cette dépression, existent bien, encore, des éléments filiformes, mais ceux-ci gardent leur caractère dans les autres parties de la rétine ; tout au plus, l'épaisseur de chaque partie augmente-t-elle un peu et, alors, des gouttes huileuses apparaissent à l'union de l'ellipsoïde et du segment externe. Nous sommes donc en présence de cellules dont la forme générale est voisine de celle d'un bâtonnet classique, mais la présence de gouttes huileuses ne permet pas de pousser plus avant la comparaison : on sait, en effet, que les bâtonnets classiques sont dépourvus de gouttes huileuses (fig. 24).

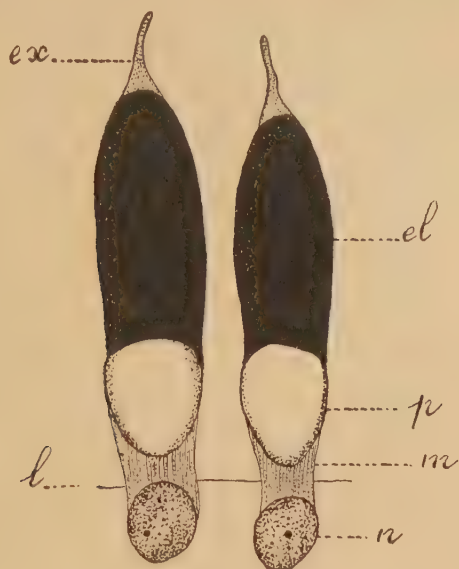


Fig. 22. — Cellules visuelles d'*Iguana tuberculata*. $\times 1500$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au myoïde ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau ; *p*, segment correspondant au paraboloïde.



Fig. 23. — Rétine d'*Iguana tuberculata*. $\times 170$.

Mêmes indications que pour la figure 19.



Fig. 24. — Cellules visuelles d'*Athene noctua*. $\times 1800$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

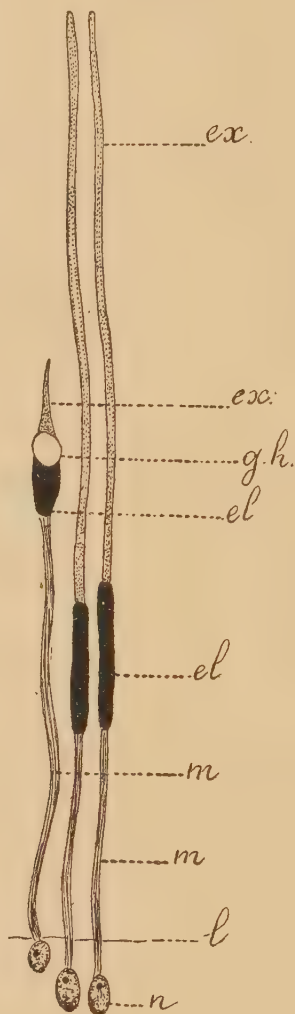


Fig. 25. — Cellules visuelles de *Tyto alba*. $\times 1800$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

Les Effraies présentent les mêmes types de cellules visuelles ; mais toute inclusion lipéidique leur fait défaut. Les rétines de ces Chouettes présentent, éparses parmi les éléments que je viens de mentionner, des cellules porteuses de gouttes huileuses que je décrirai plus loin (fig. 25).

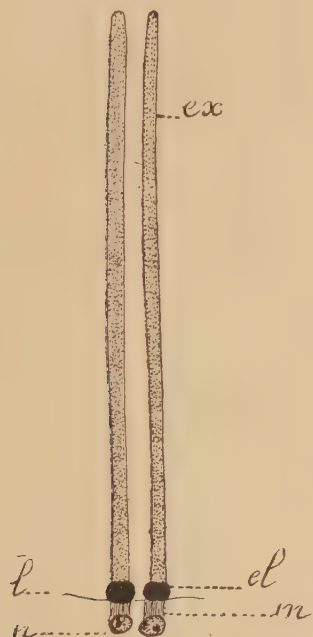


Fig. 26. — Cellules visuelles de *Malacosteus niger*. $\times 1000$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.



Fig. 27. — Cellules visuelles de *Conger vulgaris*. $\times 1000$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

Les cellules visuelles des Poissons des grandes profondeurs (*Cyclothone*, *Sternoptys*, *Lampanyctus*, *Diaphus*, *Idiacanthus*, *Aleposomus*, *Malacosteus*) (fig. 26) ont, aussi, des segments externes longs et minces ; mais ceux-ci, contrairement aux Téléostéens, précédemment cités, sont en contact avec un ellipsoïde globuleux et de

diamètre à peine supérieur à celui du segment externe. Quant au myoïde, il est extrêmement réduit, contrairement, encore, à celui des Téléostéens de surface. Le cas du Congre (fig. 27) est à rapprocher des cas précédents.

Les Sélaciens offrent aussi de semblables cellules visuelles; mais, l'ellipsoïde est plus ou moins volumineux et le segment externe

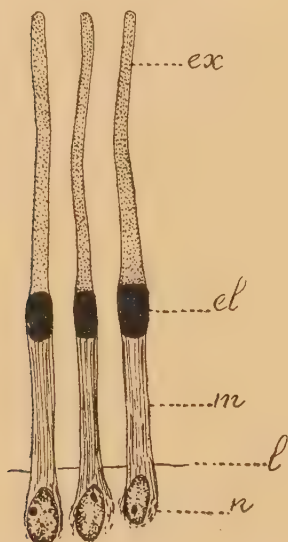


Fig. 28. — Cellules visuelles de *Torpedo marmorata*. $\times 900$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau.



Fig. 29. — Cellules visuelles de *Mustelus*. $\times 900$.

Mêmes indications que pour la fig. 28.

est souvent plus épais, de sorte s'établissent plusieurs termes de transition entre le segment filiforme et le segment cylindrique. Le cas de *Torpedo marmorata*, de *Mustelus vulgaris* et de *Myliobatis aquila* est à retenir à cet égard (fig. 28, 29, 30).

De nombreux Reptiles présentent aussi des cellules visuelles à segment externe long et mince, rappelant celui des Mammifères et des Téléostéens dont il a été précédemment question.

Des Lézards, tel qu'*Acanthodactylus scutellatus* (fig. 31), en sont

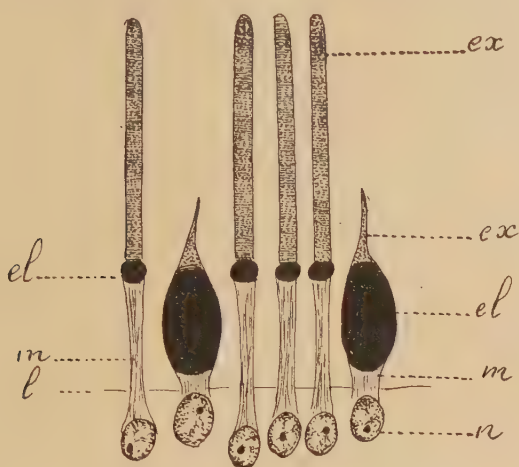


Fig. 30. — Cellules visuelles de *Myliobatis aquila*. $\times 900$.
Mêmes indications que pour la fig. 28.

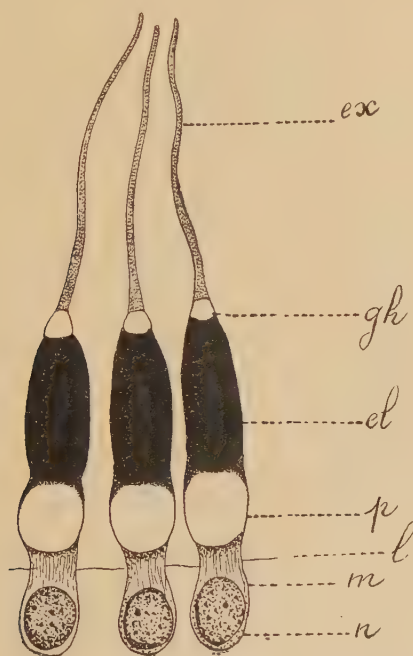


Fig. 31. — Cellules visuelles d'*Acanthodactylus scutellatus*. $\times 1200$.
gh, goutte huileuse; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

Marie-Louise-Verrier.

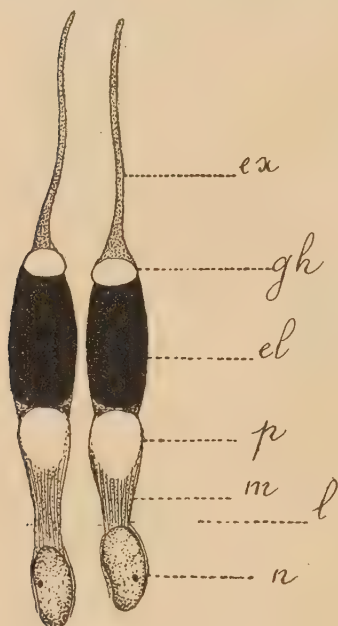


Fig. 32. — Cellules visuelles de *Varanus arenarius*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau ; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

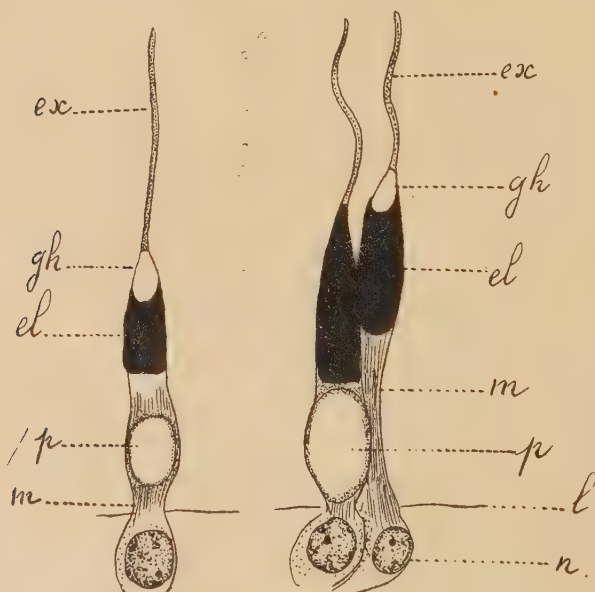


Fig. 33. — Cellules visuelles de *Crotaphytus collaris*, d'après WALLS. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au myoïde ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau ; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

pourvus. Une goutte huileuse sépare ce segment d'un ellipsoïde allongé, qu'une autre goutte huileuse sépare à son tour du myoïde. Par sa situation et aussi son aspect sur la coupe, cette seconde goutte huileuse fait penser à un paraboloïde. Il en est, du reste, ainsi, de toutes les cellules visuelles qui renferment une telle inclusion entre l'ellipsoïde et le myoïde. Chez *Acanthodactylus*, le myoïde est très court. Par l'ensemble de leurs caractères, les cellules visuelles de

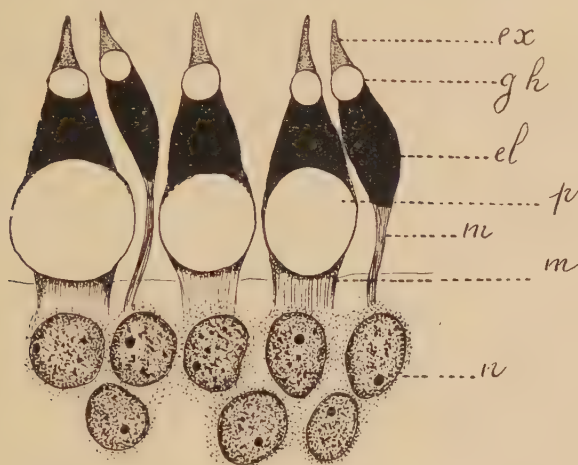


Fig. 34. — Cellules visuelles d'*Anguis fragilis*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

ce Lézard donnent prise à plusieurs interprétations ; le segment externe et l'ellipsoïde sont ceux d'un bâtonnet classique. La goutte huileuse qui surmonte l'ellipsoïde caractérise certaines cellules « dites à cônes ». Le myoïde est, également, celui d'un cône.

D'autres types de Lézards possèdent des cellules exactement comparables. Je les ai retrouvées chez *Varanus arenarius* (fig. 32). WALLS en décrit chez un Lézard américain, *Grotaphytus collaris* (fig. 33). Chez ce dernier, à côté de cellules identiques à celles de l'*Acanthodactyle* et du Varan, existent d'autres éléments où l'on distingue deux parties, dont les grands axes sont parallèles. La première présente tous les caractères d'une cellule d'*Acanthodactyle* ; la deuxième offre aussi un segment externe long et mince ainsi qu'une

goutte huileuse entre ce segment et l'ellipsoïde ; mais la deuxième goutte huileuse, assimilable au paraboloïde, fait défaut ; elle est remplacée par un myoïde long et mince. WALLS considère ces éléments accolés comme une seule et unique cellule et leur attribue la valeur de cônes doubles. Cependant, la limite entre les deux parties est très nette ; chacune possède son noyau propre. En fait, ces éléments ne ressemblent nullement aux cônes doubles des Téléostéens ; ceux-ci possèdent, évidemment, deux segments externes ;

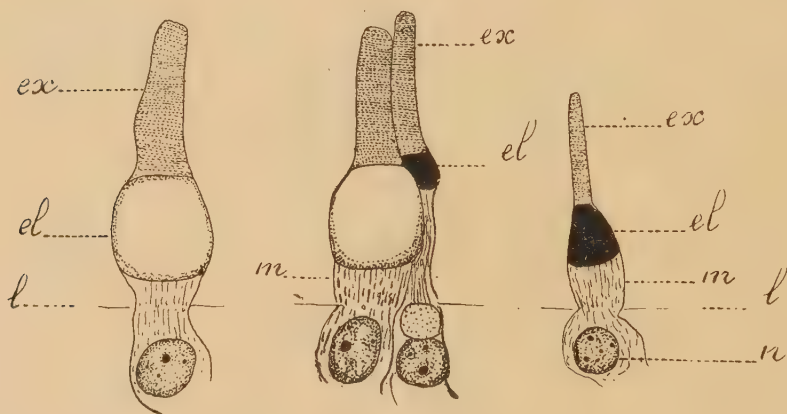


Fig. 35. — Cellules visuelles d'*Arizona elegans*, d'après WALLS. $\times 1200$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

mais ils ne possèdent qu'un seul ellipsoïde, un seul myoïde et, surtout, un seul noyau.

Il me paraît plus exact de considérer chacune des parties de ces éléments accolés de *Crotaphyllus collaris* comme une seule cellule. J'ai, du reste, observé une semblable disposition chez l'Orvet (*Anguis fragilis*) (fig. 34) ; l'individualité de chaque cellule m'a paru indiscutable ; j'y reviendrai plus loin, car ces cellules ont des caractères différents de ceux des cellules des Lézards étudiés ici.

WALLS signale également des « cônes doubles » chez *Cheyldra serpentina*, *Lampropeltis triangulum*, *Drymarchon corais Couperi*, *Hypsigena ochorhynchus*, *Arizona elegans* (fig. 35) et des « bâtonnets doubles » chez *Xantusia riversiana* et *Coleonyx variegatus*.

Dans tous ces cas, les mêmes critiques me paraissent fondées : chacun de ces « cônes » ou « bâtonnets » doubles correspondre à deux cellules visuelles distinctes, dont certaines parties font penser, soit à des cônes, soit à des bâtonnets typiques.

J'ai retrouvé des cellules visuelles comparables à celles de l'Acanthodactyle chez divers Lézards, et, notamment, chez *Zootoca zootoca* (fig. 36) ; mais il convient de dire que, ici, l'ellipsoïde est plutôt

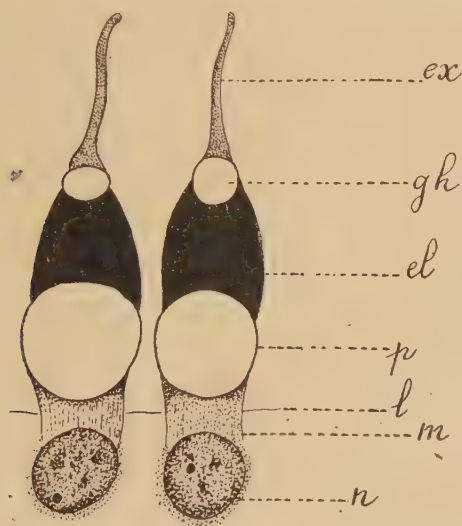


Fig. 36. — Cellules visuelles de *Zootoca zootoca*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse ; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau ; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

celui d'un cône que celui d'un bâtonnet typique, contrairement à ce que j'ai montré chez *Acanthodactylus scutellatus*. Ce cas est à rapprocher de celui de *Grocidura mimula* (fig. 37).

J'ai décrit, jusqu'à maintenant, des cellules à segment externe plus ou moins long et toujours à peu près cylindrique. Il existe d'autres types de cellules, très variées, à segment externe court et sensiblement conique. Naturellement, on trouve toutes les transitions entre ces deux aspects du segment externe. Les Téléostéens et les Reptiles en fournissent de nombreux exemples. Entre bien

d'autres, il convient de citer *Blennius ocellaris*, *Lophius piscatorius*, *Morone labrax*.

Chez *Blennius ocellaris*, un segment externe, plutôt cylindrique que conique, très semblable à un segment externe de bâtonnet typique, surmonte un ellipsoïde globuleux et un myoïde court, ces deux dernières parties de la cellule étant celles d'un cône classique. Chez *Lophius piscatorius*, la hauteur du segment externe diminue et la forme conique s'accroît. Le passage de la forme cylindrique à la forme conique est encore plus marqué chez *Morone labrax*; de

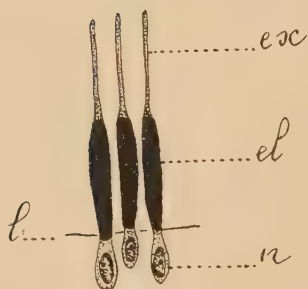


Fig. 37. — Cellules visuelles de *Crocidura mimula* Miller. $\times$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *n*, noyau.

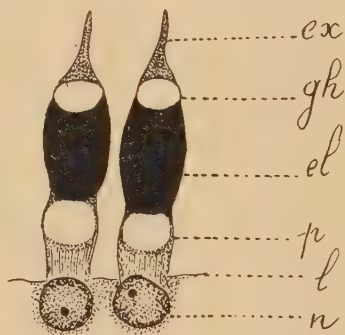


Fig. 38. — Cellules visuelles de *Trogonophis Wiegmanni*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *n*, noyau; *p*, segment correspondant au paraboloïde.

même, chez de nombreux Cyprins, Salmonides et Percides. Il est plus accentué encore chez *Scorpæna porcus*.

Dans tous les cas, le segment externe prolonge des ellipsoïdes et des myoïdes. Parfois, la largeur de l'ellipsoïde s'accroît et la cellule se termine par deux segments externes de dimensions égales. Ce sont là les cellules désignées couramment du nom de cônes doubles, qui n'ont de commun que le nom avec les cônes doubles décrits par WALLS.

Ces segments externes coniques prolongent des cellules de structure et de forme très variées.

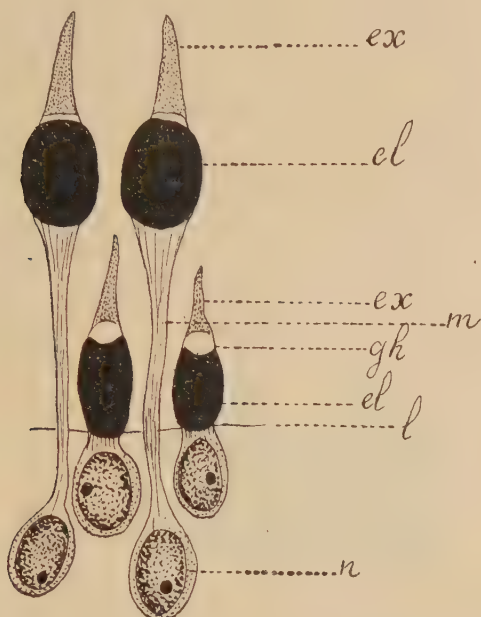


Fig. 39. — Cellules visuelles de *Cerastes vipera*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau.

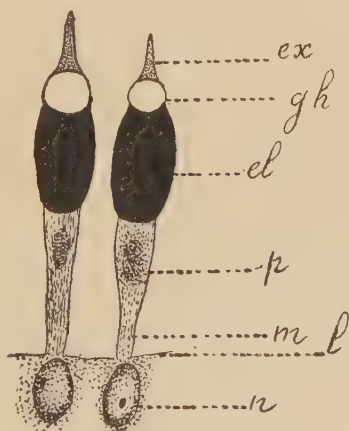


Fig. 40. — Cellules visuelles de *Cistudo orbicularis*. $\times 1200$.

gh, goutte huileuse; *el*, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau.

Parfois, ils sont en contact avec un ellipsoïde ovoïde, allongé, et un myoïde qui donne à l'ensemble de la cellule l'aspect général d'une cellule visuelle de Batraciens ; c'est le cas de *Box salpa*, par exemple. Ou bien ce segment externe est en contact avec une goutte huileuse de dimensions variables, petite chez quelques Reptiles (Trogonophis (fig. 38), Agames, Anguis, Cerastes (fig. 39)), plus grande chez les Oiseaux diurnes. Mais, l'ellipsoïde et le myoïde sont très divers : globuleux, comme ceux d'un cône typique chez les

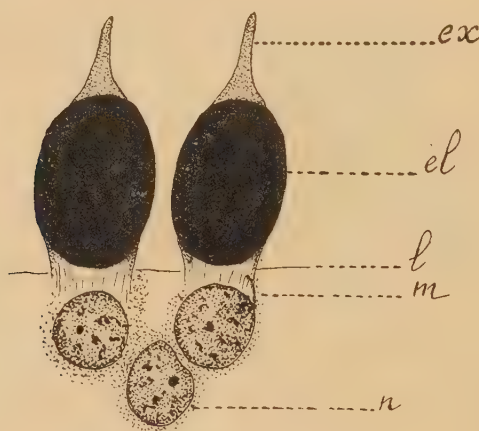


Fig. 41. — Cellules visuelles de *Natrix natrix*. $\times 1200$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

Oiseaux, allongé comme ceux d'un bâtonnet chez l'Anguis, la Cistude ; tronconique chez de nombreux Lézards (fig. 40).

Ces mêmes cellules peuvent être, ou non, pourvues d'une seconde inclusion lipoïdique, à l'union du myoïde et de l'ellipsoïde ; tel est le cas des cellules visuelles, à segment externe conique, des Batraciens (pourvus d'un volumineux parabolioïde), des Agames, des Varans.

Chez l'Orvet, deux sortes de cellules visuelles alternent à peu près régulièrement. Toutes deux ont un segment externe triangulaire en coupe, une goutte huileuse à la base de ce segment, mais, l'une de ces cellules possède un volumineux ellipsoïde tronconique qui coiffe une deuxième enclave graisseuse et un myoïde court. L'autre

cellule présente un ellipsoïde allongé, ovalaire et un myoïde long et mince, tout comme un bâtonnet typique.

Enfin, le segment externe conique peut continuer des ellipsoïdes globuleux. Cela se rencontre chez de nombreuses Couleuvres et Vipères. Mais, chez les premières, le myoïde, court et large, contribue, avec les caractères de l'ellipsoïde et du segment externe, à donner à la cellule l'aspect d'un cône typique. Dans les deuxièmes,

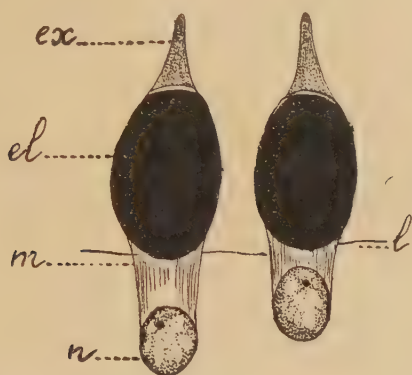


Fig. 42. — Cellules visuelles de *Tropidonotus piscator*.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde ; *ex*, segment correspondant au segment externe ; *l*, limitante externe ; *m*, segment correspondant au myoïde ; *n*, noyau.

au contraire, un myoïde mince et deux fois plus long que le reste de la cellule les rapproche des bâtonnets, à tel point que de nombreux auteurs les ont considérées comme tels (fig. 41 et 42).

J'ai comparé ici les parties des cellules visuelles qui, selon les auteurs, interviendraient dans la physiologie de la vision.

Quant aux différences intéressant les noyaux et les prolongements internes et les rapports de ces prolongements avec les bipolaires elles ne sont pas non plus précises. Les dessins de CAJAL relatifs aux rétines d'Oiseaux et de Reptiles sont à cet égard très démonstratifs.

CHAPITRE II

LES VARIATIONS DE LA FORME DES CELLULES VISUELLES ET LA THÉORIE DE LA DUALITÉ DE LA VISION

D'après la théorie de la dualité de la vision, deux sortes d'éléments, les cônes et les bâtonnets, concourraient à la vision des Vertébrés.

Ces éléments se distingueraient par leur forme, leur structure, leur physiologie. Récemment, WALLS, résumant un ensemble de travaux sur la question, oppose cônes et bâtonnets à divers points de vue, et notamment en ce qui concerne les variations de ces éléments sous l'influence de l'excitant lumineux. D'accord avec GARTEN, VAN GENDEREN STORT, CHIARINI, EXNER et JANUSCKE, il conclut que chaque fois que des variations de forme se produisent, on constate que, sous l'influence de la lumière, les bâtonnets s'allongent et les cônes se raccourcissent. Inversement, à l'obscurité, les bâtonnets diminuent de longueur et les cônes augmentent.

Dès la lecture de ces travaux, on est frappé du fait qu'ils sont limités à un petit nombre de cas, quelques Poissons, la Brème et le Vairon, notamment, dont les cellules visuelles présentent fort peu de différences. La Grenouille et le Pigeon ont aussi, et surtout, retenu l'attention. C'est pourquoi il m'a paru indispensable, étant donné l'extrême diversité morphologique des cellules visuelles des rétines de Vertébrés (sur laquelle j'ai eu, récemment, à insister), de reprendre la question en m'adressant au plus grand nombre de cas possibles, cet examen comparatif permettant, seul, des conclusions de quelque valeur.

Des recherches, dans ce sens, sont actuellement en cours d'exécution dans les divers groupes de Vertébrés.

Je résume ici les résultats obtenus par la comparaison de quelques types de rétines, assez différents les uns des autres quant à la forme des cellules visuelles.

Il s'agit des rétines du Poisson-Chat (*Ameiurus nebulosus*

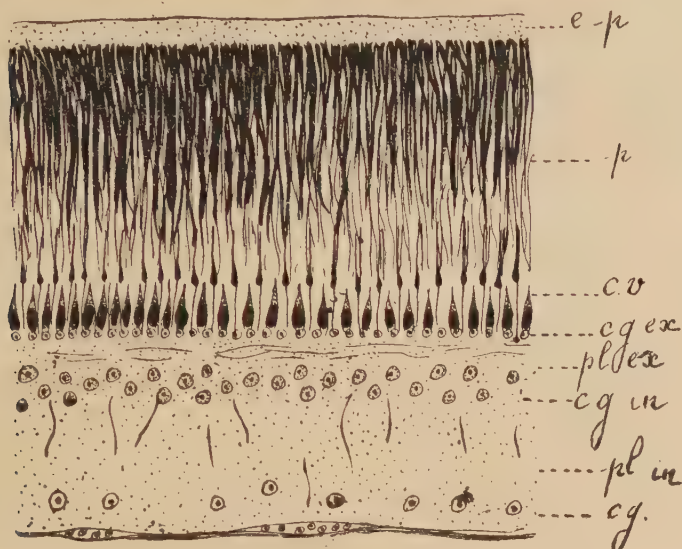


Fig. 43. — Rétine de Poisson-chat, *Ameiurus nebulosus* Lesueur, obscurée pendant 6 heures. $\times 300$.

cg, cellules ganglionnaires; *cg ex*, couche des grains externes; *cg in*, couche des grains internes; *c. v*, cellules visuelles; *ep*, épithélium pigmentaire; *p*, pigment; *pl ex*, couche plexiforme externe; *pl in*, couche plexiforme interne.

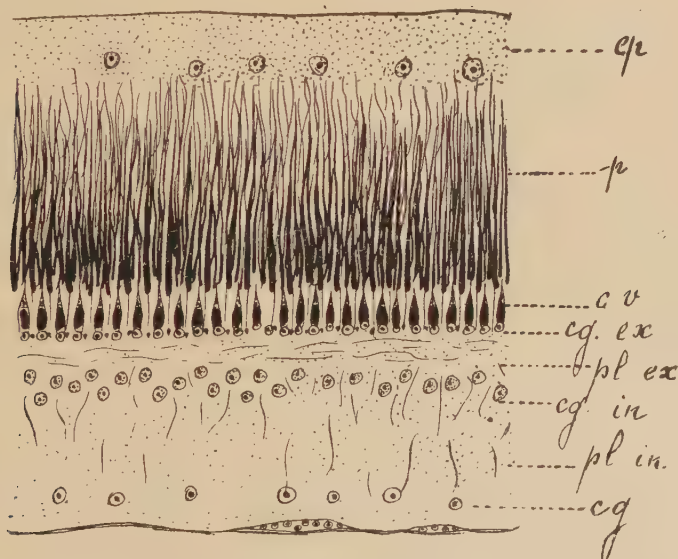
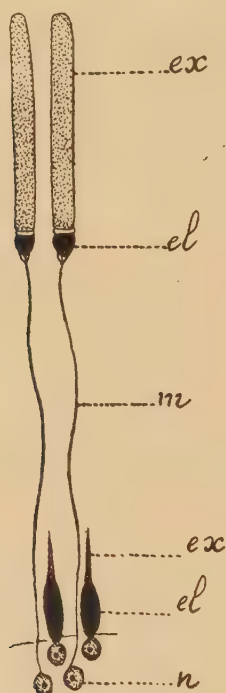


Fig. 44. — Rétine de Poisson-chat, *Ameiurus nebulosus* Lesueur, éclairée pendant 6 heures. $\times 300$.

Mêmes indications que pour la figure 43.

Lesueur), de la Bouvière (*Rhodeus amarus* L.), de l'Epinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.), de la Grenouille (*Rana esculenta* L.), du Crapaud (*Bufo vulgaris* L.), du Triton (*Molge cristatus* Laur.), de la Tourterelle (*Streptopelia turtur* L.), du Cobaye (*Cavia porcellus* L.) et de la Souris albinos.

Une cinquantaine de rétines ont été examinées : rétines éclairées ou obscurées pendant le même nombre d'heures, et rétines témoins, c'est-à-dire



A

Fig. 45. — Cellules visuelles de Poisson-chat, *Ameiurus nebulosus* Lesueur (rétine éclairée pendant 6 heures). $\times 800$.

Mêmes indications que pour la figure 45.

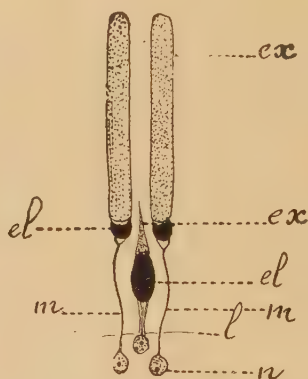


Fig. 46. — Cellules visuelles de Poisson-chat, *Ameiurus nebulosus* Lesueur. $\times 800$.

el, segment correspondant à l'ellipsoïde; *ex*, segment correspondant au segment externe; *l*, limitante externe; *m*, segment correspondant au myoïde; *n*, noyau.

fixées après séjour de l'animal dans un milieu comparable, quant à l'éclairement, à son milieu naturel.

Dans le cas des rétines éclairées, la fixation a été faite à la lumière employée pour éclairer l'animal. Les rétines obscurées ont été fixées en lumière rouge atténuée, 50 lux environ.

Les résultats les plus nets ont été obtenus avec le Poisson-Chat. Je rappelle très brièvement la forme des cellules visuelles de cette

espèce. Ce sont des éléments de deux sortes : les uns possèdent un segment externe cylindrique et volumineux (la hauteur de ce segment égale à peu près la moitié de la hauteur totale de la cellule), à ellipsoïde globuleux et très colorable, réuni au noyau par un filament long et mince qui peut être rapproché du myoïde de la rétine des Vertébrés supérieurs. Alternant à peu près régulièrement avec ces éléments, qu'à certains égards on peut rapprocher des bâtonnets, des cellules se présentent avec l'aspect d'un cône typique de Vertébré : Segment externe court et conique ; ellipsoïde volumineux et de section longitudinale ovale ; myoïde court (fig. 43, 44, 45 et 46).

Les rétines d'animaux exposés pendant six heures, soit à la lumière du jour (aquarium placé sur fond blanc près d'une fenêtre), soit à l'obscurité complète, présentent diverses modifications de la forme des cellules visuelles. Dans la rétine éclairée, les bâtonnets ont un myoïde sensiblement allongé ; l'inverse se produit dans les cellules à cônes ; les autres parties des cellules visuelles ne sont pas sensiblement modifiées.

Les dessins ci-joints permettront d'apprécier l'amplitude des variations du myoïde. Il importe de souligner que cette amplitude atteint son maximum dans le cas des bâtonnets.

Ces constatations, comparables à celles que j'ai faites chez la Bouvière et l'Épinoche, confirment les résultats obtenus chez les Cyprins par les précédents auteurs. Mais elles prennent un tout autre intérêt lorsqu'on les rapproche des observations relatives à des Oiseaux diurnes, la Tourterelle notamment.

Chez la Tourterelle, la rétine présente aussi deux sortes d'éléments. Des cônes de petites tailles, comparables à ceux des Téléostéens quant au segment externe, à l'ellipsoïde et au myoïde, mais pourvus, en plus, d'une goutte huileuse, comme il est de règle chez de très nombreux Oiseaux et Reptiles ; ensuite, des éléments à myoïde aussi long que celui des bâtonnets précédemment étudiés, ou que celui d'un cône à l'état d'extension, mais rappelant, par leur ellipsoïde, un cône typique. La comparaison peut aussi s'étendre au segment externe, bien qu'il soit ici un peu plus volumineux que le segment externe de la première catégorie de cônes.

Certains auteurs ont voulu voir des bâtonnets dans ces éléments, sans donner de raisons précises pour cela. Rien n'empêche de les rapprocher des cônes typiques des Vertébrés. La comparaison avec

les cellules visuelles des Vipéridés (où deux sortes de cônes alternent régulièrement) est même très en faveur de cette interprétation. L'absence de pourpre rétinien dans ces rétines peut, jusqu'à plus ample informé, être un argument de plus en faveur d'une rétine uniquement à cônes.

Il est remarquable de constater que, sous l'action de la lumière ou de l'obscurité, les cônes courts se comportent comme les cônes courts de Poisson-chat et les cônes longs comme des bâtonnets de la même espèce.

Si l'on s'adresse à des rétines à bâtonnets volumineux et nettement cylindriques sur toute leur hauteur, tels les bâtonnets de nombreux Batraciens (Grenouille, Crapaud, Tritons), et dont les cônes, lorsqu'ils existent, ont, toutes proportions gardées, la forme des cônes de Téléostéens, la lumière paraît sans action appréciable sur la forme des bâtonnets. Quant aux cônes, ils se comportent comme ceux des Téléostéens, mais avec infiniment moins d'ampleur.

L'examen des bâtonnets, longs et très fins, du type de ceux de nombreux Mammifères, et spécialement des Cobayes et des Souris que j'ai étudiés, ne permet pas de distinguer une rétine éclairée d'une rétine obscurée. Les cônes, lorsqu'ils sont présents, montrent des variations extrêmement faibles. La Souris albinos, où l'absence de pigment permet une action plus intense de la lumière, est comparable aux espèces à rétine pigmentée. Ces constatations s'accordent avec celles que GARTEN a faites chez un Singe, le *Cereopithecus*.

Cette série de faits sera complétée sous peu par des observations relatives à divers autres types de rétines, et une description complète des variations de formes obtenues sera donnée dans un prochain mémoire; mais, déjà, il apparaît que les variations de forme des cellules visuelles sont loin d'être un fait général. Elles se produisent dans un nombre de cas restreints, limités surtout aux Poissons qui, dans l'ensemble, sont les moins visuels des Vertébrés.

De plus, le myoïde participe d'une manière prépondérante, sinon exclusive, à la variation de forme; or l'on sait que les auteurs s'accordent à reconnaître au segment externe un rôle de grande importance dans le mécanisme de la vision. Le myoïde ne jouerait qu'un rôle pratiquement négligeable.

Quant à l'amplitude de la variation de longueur du myoïde, elle est indépendante de la forme du segment externe, de l'ellipsoïde, de la présence ou de l'absence de gouttes huileuses, comme le voudrait la théorie de la dualité. A cet égard, la comparaison des rétines des Téléostéens et d'Oiseaux diurnes est tout à fait caractéristique.

CHAPITRE III

LES FILTRES

1. — Le pigment mélanique.

Chez tous les Vertébrés, la couche la plus externe de la rétine est formée par un épithélium dont les cellules, de section plus ou moins rectangulaire, habituellement disposées sur une seule assise, envoient du côté des cellules visuelles des prolongements de longueur et de nombre variable.

Le corps de ces cellules et leurs prolongements sont très souvent chargés de mélanine, qui se présente sous l'aspect de grains ou de courts bâtonnets, d'où le nom d'*épithélium pigmentaire* donné à la membrane que forment ces cellules. La présence de pigment n'est point, comme on a tendance à l'admettre, un fait général. Je reviendrai sur ce point.

On admet que la partie la plus externe de ces cellules — qui contient le noyau — renferme de très nombreux chondriosomes, tandis que les franges renferment des plastosomes et des grains aleuronoïde ou myéloïde. Enfin, la mélanine serait un composé dépourvu de fer et de soufre (VERNE, 1934).

En outre, chez certains animaux, Poissons, Batraciens, Reptiles et Oiseaux, on trouve dans cet épithélium des gouttelettes graisseuses, soit incolores, soit jaunes plus ou moins foncé. L'acide osmique les noircit. Pour KÜHNE, ce sont des grains de lipochrome; pour CAPRANICA, ce sont des grains de lutéine.

Il est généralement admis que le pigment mélanique joue un rôle prépondérant dans la physiologie de la vision. Ce rôle peut être envisagé de deux manières : d'une part la mélanine protégerait les cellules visuelles contre une excitation lumineuse trop intense; d'autre part, elle transformerait l'énergie lumineuse en énergie thermique; celle-ci interviendrait dans les processus physico-chimiques dont les cellules visuelles seraient le siège.

Les diverses dispositions du pigment mélanique seraient, d'après la conception morphologique de l'adaptation, en rapport avec un tel mode de fonctionnement. C'est ainsi que le pigment serait tout particulièrement abondant dans le voisinage immédiat des cellules visuelles à bâtonnet, organes de la vision en lumière diffuse, tout au moins d'après la théorie de la dualité. De plus, ce pigment serait capable de se déplacer le long des franges de l'épithélium pigmentaire. Ces déplacements, déterminés par le séjour des animaux à la lumière ou à l'obscurité, auraient pour effet de protéger les bâtonnets contre une excitation lumineuse trop forte et, inversement, de recouvrir les cônes, mettant à nu les cellules à bâtonnet, en lumière diffuse. Ces migrations du pigment seraient en rapport avec les variations de forme des cellules visuelles, dont la longueur varierait également sous l'influence de la lumière ou de l'obscurité. Enfin, il existerait un rapport entre l'abondance du pigment, la forme et la mobilité de la pupille. Une pigmentation abondante correspondrait à une pupille large et fixe ; ses mouvements de contractibilité rapides compenseraient l'insuffisance du rôle protecteur d'un épithélium à peine chargé de pigment.

Ainsi compris l'œil serait un organe dont les différentes parties s'équilibreraient exactement. La conception résiste-t-elle à un examen étendu et comparatif ?

1° *Les variations quantitatives du pigment.*

L'épithélium pigmentaire est-il toujours chargé de mélanine ?

Il convient de mettre à part le cas des albinos. Il s'agit là d'anormaux ; leur acuité visuelle est considérablement diminuée. Chez l'Homme, où des mesures ont pu être faites, cette acuité atteint, tout au plus, le 1/6 de l'acuité de l'œil normal, et, très souvent elle est inférieure à ce chiffre. Cette différence est-elle due uniquement à l'absence de mélanine ? D'autres facteurs interviennent ; on sait, notamment, que la myopie est de règle chez les Albinos. Enfin des troubles très marqués du métabolisme paraissent concomitants.

Je reviendrai sur ces divers troubles. Je signale simplement ici, à titre d'indication, que la croissance des Tourterelles albinos est plus lente que celle des Tourterelles normales et que, Tourterelles et Souris albinos sont très généralement moins actives que les individus pigmentés de même espèce.

Quant à l'héliophobie de l'albinos, doit-elle être uniquement imputée à l'absence de pigment? Ne sait-on pas, par exemple, qu'une déficience hépatique produit les mêmes effets sans avoir, toutefois, une répercussion notable sur l'activité des individus?

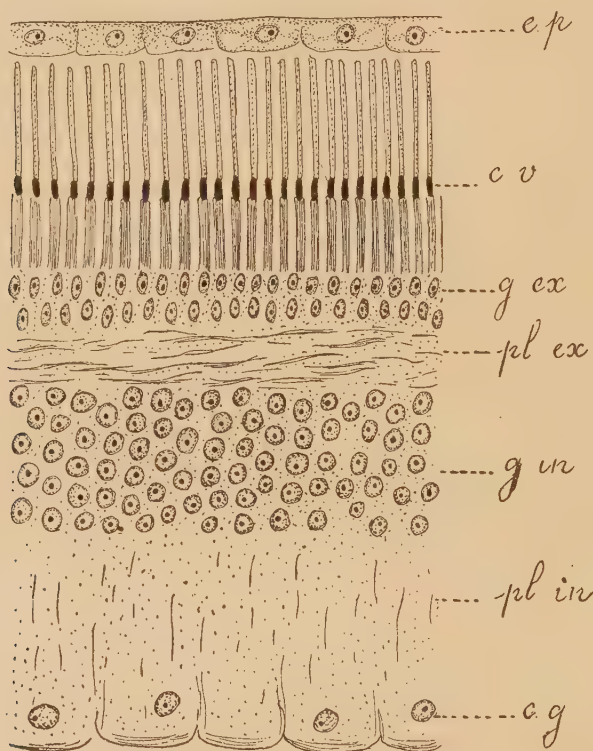


Fig. 47. — Rétine de *Torpedo marmorata*. $\times 600$.

cg, cellules ganglionnaires; *cv*, cellules visuelles; *ep*, épithélium pigmentaire; *g ex*, couche des grains externes; *g in*, couche des grains internes; *pl ex*, couche plexiforme externe; *pl in*, couche plexiforme interne.

Ce cas, mis à part ⁽¹⁾, il existe des rétines de Vertébrés normaux, dont l'épithélium pigmentaire a, en partie, tout au moins, les caractères d'un épithélium pigmentaire d'albinos. Il s'agit de divers Sélaciens, *Scyllium*, *Raja*, *Torpedo*, *Acanthias*, *Emissolle*, chez lesquels le pigment est réparti en une couronne qui borde inté-

⁽¹⁾ Le cas des albinos fera l'objet d'un autre travail.

rieurement l'ora serrata, sur une longueur de 2 à 3 millimètres.

Chez *Torpedo*, *Myliobatis*, *Scyllium*, *Acanthias* et *Mustelus*, l'épithélium pigmentaire est, au fond de l'œil, un épithélium simple, formé de cellules aplaties (*Scyllium*, *Acanthias*) ou de cellules presque cubiques (*Torpedo*, de *Mustelus*). Dans tous les cas, le noyau est arrondi, volumineux, et occupe le centre de la cellule. Le protoplasma est clair et vacuolaire. Ces caractères se retrouvent dans les différentes régions du fond du globe oculaire (fig. 47).

Chez *Raja*, nous avons encore un épithélium simple, cubique ; chaque cellule envoie, du côté du segment externe des cellules visuelles, un ou deux courts prolongements qui rappellent les franges pigmentaires des rétines de Téléostéens (fig. 48). Mais, ici,



Fig. 48. — Épithélium pigmentaire de *Raja*.

ces franges sont réduites au tiers de la hauteur de la cellule dont elles dépendent, et sont dépourvues de toute trace de pigment. Ces cellules possèdent en leur centre un noyau volumineux. Mais leurs dimensions varient suivant la région considérée. Leur taille, dans le segment inférieur de l'œil, devient le double de celle que l'on peut mesurer en tout autre point et, à ce même niveau, les cellules se chargent de gouttes huileuses dont la forme et les caractères microchimiques rappellent de près ceux des gouttes huileuses des Siluridés, des Batraciens et des Oiseaux. Ces gouttes huileuses existent parfois en telle abondance qu'elles cachent les différentes parties des cellules auxquelles elles appartiennent.

Le fond de l'œil est dépourvu de pigment ; sur le vivant, il présente un aspect ardoisé, dû à une couche de guanine qui charge l'épithélium pigmentaire et la choroïde. Cette lame de guanine rappelle le tapis des Ruminants et de certains Carnivores. Sur ce fond irisé, la rétine s'étale en une mince membrane rose pâle.

Au niveau de cette région dépigmentée, l'épithélium externe de

la rétine est formée par une seule assise de cellules à section rectangulaire. Ces cellules, à volumineux noyaux, occupent le centre, envoient du côté interne de courts prolongements, ébauchent des franges qui, dans d'autres rétines, sont chargées de mélanine.

Il est curieux de constater que le pigment fait justement défaut dans les régions où la rétine atteint son maximum de complication et reçoit, au maximum, l'excitation lumineuse. L'area, bien que peu marquée, n'est pas inexistante.

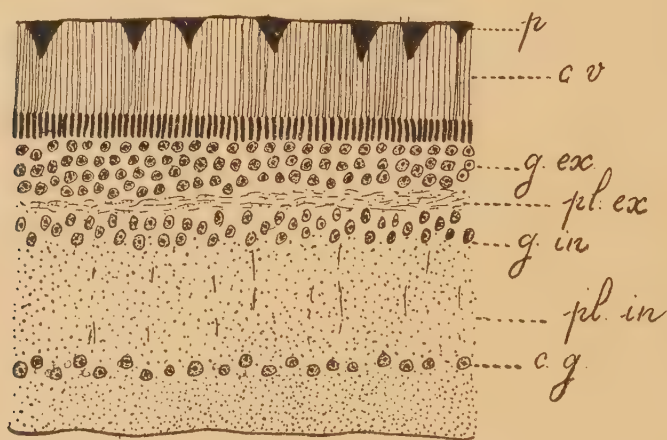


Fig. 49. — Rétine de *Lampanyctus macropterus*.
(Région voisine de l'axe optique).

c g, cellules ganglionnaires ; *c v*, cellules visuelles ; *g. ex*, couche des grains externes ; *g. in*, couche des grains internes ; *pl. ex*, couche plexiforme externe ; *pl. in*, couche plexiforme interne.

On a souvent dit que les Poissons et Céphalopodes des grandes profondeurs possédaient les rétines les plus riches en pigment mélanique ; à cet égard des précisions sont nécessaires. Certains Téléostéens de grands fonds présentent une curieuse répartition de leur mélanine rétinienne. J'ai pu faire cette constatation chez *Aleposomus Schmidt*, *Chauliodus Sloanei*, *Idiacanthus ferox*, *Cyclothone microdon*, *Sternoptys diaphana*, *Lampanyctus macropterus Taningi*, *Lampanyctus Joubini*, *Diaphus splendidum*, pêchés, au large de Bornéo, à 3.000 mètres de profondeur. Dans ces yeux, toutes les cellules de l'épithélium pigmentaire présentent des particularités importantes (fig. 49).

Comme tout épithélium pigmentaire rétinien, il se compose d'une

assise unique de cellules ; mais, ici, ces cellules ne possèdent que de très courts prolongements, ou, même, n'en possèdent pas ; en outre la quantité de pigment dont elles sont chargées est des plus variables. Chez *Aleposomus*, *Malacosteus niger* et *Lampanyctus Joubini*, la couche pigmentaire est une bande étroite. Chez *Idiacanthus*, la couche pigmentaire est, trois fois au moins, plus épaisse que dans les cas précédents.

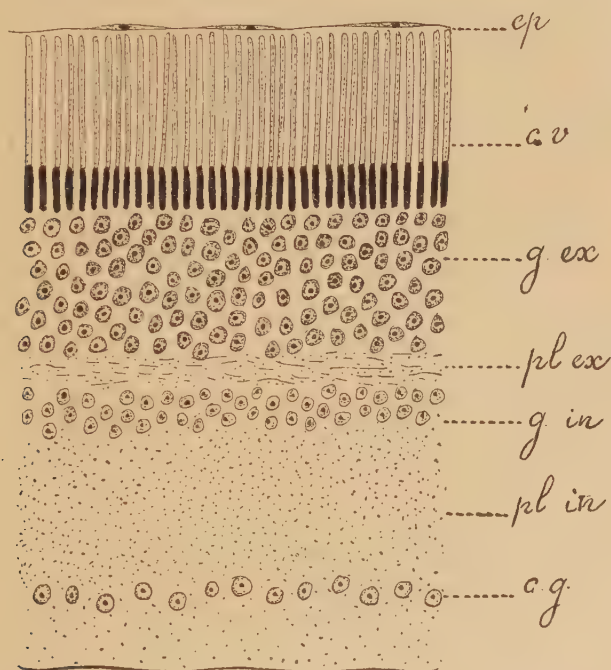


Fig. 50. — Rétine de *Diaphus splendidum* (région périphérique).

c g, cellules ganglionnaires ; *c v*, cellules visuelles ; *ep*, épithélium pigmentaire ; *g ex*, couche des grains externes ; *g in*, couche des grains internes ; *pl ex*, couche plexiforme externe ; *pl in*, couche plexiforme interne.

Lampanyctus macropterus Taningi et *Diaphus splendidum* offrent une disposition bien curieuse qui se rapproche de celle que BRAUER a décrit chez *Lampanyctus warmingi*. Le pigment n'existe que dans la région de la rétine voisine du point d'épanouissement du nerf optique ; là, il est massé par plages triangulaires, assez éloignées les unes des autres et séparées par des espaces dépourvus de pigment.

En dehors des régions voisines du nerf optique, le pigment fait complètement défaut : l'épithélium pigmentaire est réduit à un mince épithélium pavimenteux. Cette disposition est particulièrement nette chez *Diaphus splendidum* (fig. 50).

Comme dans le cas des *Scyllium*, cette disposition existe dans la région de l'axe optique.

Les Mammifères qui, à la manière des Sélaciens, ont un tapis, c'est-à-dire une choroïde et une rétine chargées de guanine, ont aussi un fond d'œil dépourvu de mélanine rétinienne. Le fait est particulièrement net chez les Ruminants.

Une rétine non pigmentée a été également signalée par KOLMER, ROCHON-DUVIGNEAUD et POL GÉRARD, chez les Mégachéiroptères. Là,



Fig. 51. — Epithélium pigmentaire rétinien de Mégachéiroptères .
(d'après Pol GÉRARD et ROCHON-DUVIGNEAUD).

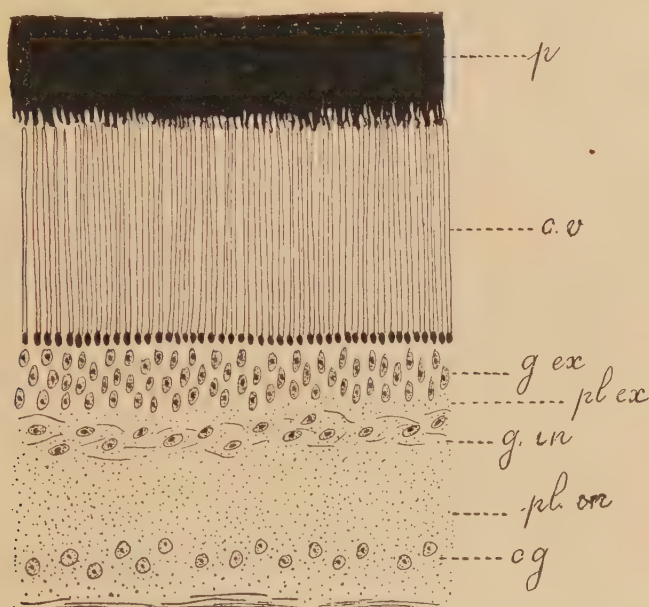
la rétine présente un ensemble de caractères très particuliers. Ses diverses assises sont disposées en festons séparés les uns des autres par un tractus choroïdien (fig. 51).

J'ai retrouvé une disposition qui, à certains égards, rappelle celle des Mégachéiroptères. Une Musaraigne, *Crocidura mimulla* Miller, présente une invagination de la couche des grains externes qui donne à cette région l'aspect d'une fovea inversée.

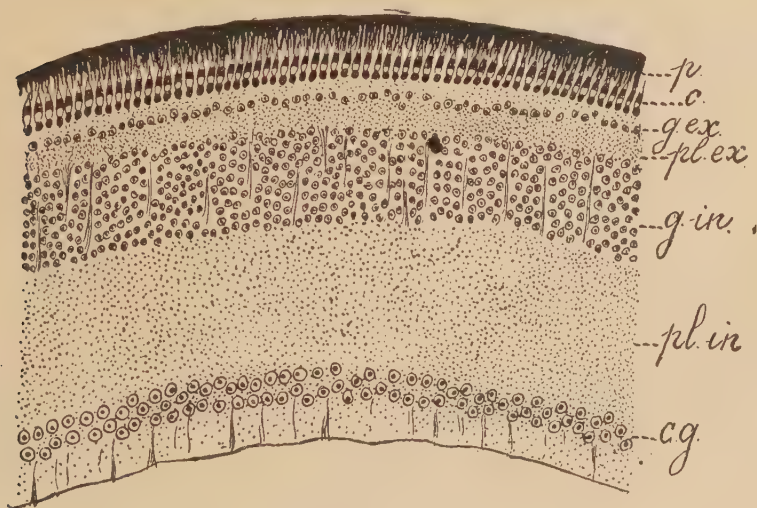
L'épithélium pigmentaire ne participe pas à l'invagination, au niveau de laquelle les cellules visuelles sont, par suite, dépourvues de pigment.

A part ces divers cas, et jusqu'à plus ample informé, les rétines des Vertébrés sont pourvues de mélanine. L'abondance de ce pigment et la longueur des franges de l'épithélium pigmentaire, seules, varient.

J'ai déjà eu l'occasion d'indiquer, chez divers Téléostéens, l'épaisseur de l'épithélium pigmentaire par rapport à l'épaisseur totale

Fig. 52. — Rétine de *Lampanyctus Joubini*.

cg, cellules ganglionnaires; *c.v.*, cellules visuelles; *g.ex*, couche des grains externes; *g.in*, couche des grains internes; *p*, pigment; *pl.ex*, couche plexiforme externe; *pl.in*, couche plexiforme interne

Fig. 53. — Rétine d'*Anguis fragilis*. $\times 250$.

c, cellules visuelles; *cg*, cellules ganglionnaires; *g.ex*, couche des grains externes; *g.in*, couche des grains internes; *p*, pigment; *pl.ex*, couche plexiforme externe; *pl.in*, couche plexiforme interne.

de la rétine. Le rapport de l'une à l'autre peut varier dans de grandes limites.

Mais les variations sont encore plus nettes lorsqu'on compare, de ce point de vue, les divers groupes de Vertébrés. Il serait fastidieux de donner des listes étendues de chiffres. On pourra, du reste, en retrouver dans les travaux de MULLER, de SCHULTZE et de

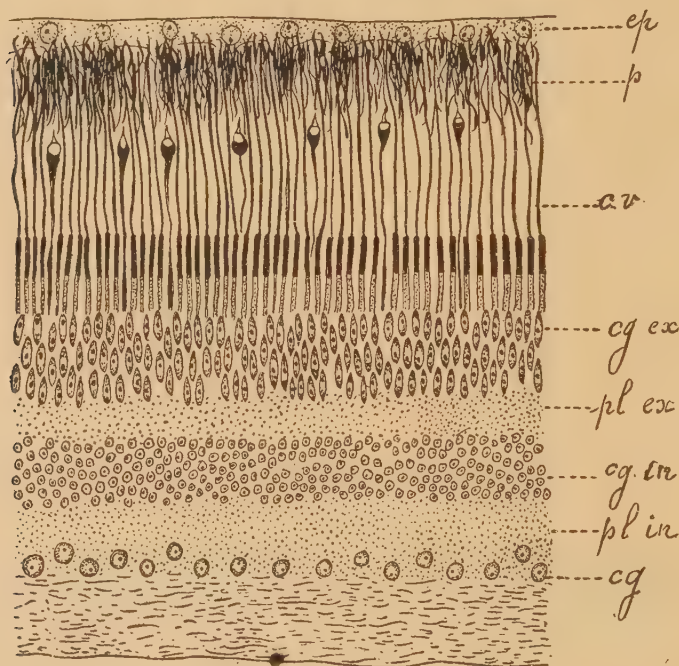


Fig. 54. — Rétine d'Effraie (*Stryx flammea*).

cg, cellules ganglionnaires; *cg ex*, couche des grains externes; *cg in*, couche des grains internes; *av*, cellules ganglionnaires; *ep*, épithélium pigmentaire; *p*, pigment; *pl ex*, couche plexiforme externe; *pl in*, couche plexiforme interne.

FRANZ, principalement. Quelques comparaisons, cependant, méritent d'être faites et sont très caractéristiques. J'ai groupé dans les figures suivantes des rétines dont chacune peut être considérée comme le type de la rétine d'un groupe d'animaux : *Lampanychtus Joubini* pour les Téléostéens des grandes profondeurs (fig. 52); *Anguis fragilis* (fig. 53) pour les Reptiles; l'Effraie, *Stryx flammea* (fig. 54), représentant les Oiseaux nocturnes, l'Ecureuil

commun (*Sciurus vulgaris*) comme exemple de Mammifères (fig. 55).

La comparaison de ces quelques types permet d'apprécier rapidement ces différences.

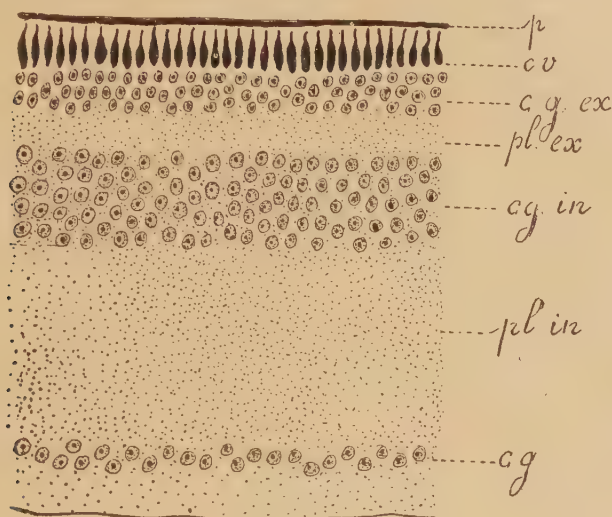


Fig. 55. — Rétine de *Sciurus vulgaris*.
Mêmes indications que pour la figure 54.

2° Les variations quantitatives du pigment et la forme des cellules visuelles.

Etant donné le rôle protecteur attribué au pigment mélanique, et les bâtonnets étant, d'après la théorie de la dualité, les organes de la vision en lumière diffuse, les rétines à bâtonnets devraient posséder une plus grande richesse en mélanine que les rétines à cônes. Pareille corrélation existe-t-elle? ou répond-elle au cas général?

Les Sélaciens sont à cet égard particulièrement remarquables. Le Myliobate mis à part, tous ne possèdent que des bâtonnets, et leur rétine est, sur les 4/5 de sa surface, dépourvue de pigment. Bien plus, le tapis de guanine forme une surface réfléchissante qui augmente sensiblement la luminosité du fond de l'œil. Comme je l'ai déjà fait remarquer plus haut, cette région sans pigment est

celle de l'axe optique et des parties environnantes, c'est-à-dire la plage rétinienne qui joue au maximum dans la vision.

La rétine des Poissons de grands fonds est, quant aux cellules visuelles, très comparable à celle des Sélaciens; en revanche, le pigment est remarquablement dense, sauf chez *Aleposomus*, *Malacosteus niger*, *Lampanyctus Joubini*, *Diaphus splendidum*, précédemment décrits.

Chez les autres Téléostéens, à rétine mixte, très généralement le pigment est très abondant. Suivant les cas, les bâtonnets ou les cônes sont plus ou moins développés ou plus ou moins nombreux. Mais, des descriptions que j'ai déjà données, il ne ressort nullement qu'un rapport existe entre la prépondérance de telle ou telle forme de cellules visuelles et la richesse en pigment. Pourtant, les rétines à fovea méritent une mention spéciale. Au niveau de ces foveæ, nous l'avons vu, les cônes seuls existent, très allongés et très minces et les franges pigmentaires sont plus hautes, plus pigmentées qu'en toute autre partie de la rétine. Aucune fovea ne fait exception à cette règle.

Dans les rétines dépourvues de fovea, le pigment n'est pas uniformément réparti. Les régions voisines de la papille sont très souvent riches en mélanine. De même en est-il de la région de l'axe optique. La rétine de Grenouille est, à cet égard, démonstrative.

Certaines rétines, très comparables quant à la forme et la répartition des cellules visuelles, présentent des différences notables en ce qui concerne la richesse en pigment. A cet égard, il convient de comparer le Pigeon et la Tourterelle : la rétine du premier est sensiblement plus pigmentée que celle de la seconde. La même constatation ressort de la comparaison des rétines des Eperviers et des Corbeaux.

Enfin, les rétines à cônes des Reptiles sont sensiblement moins pigmentées que les rétines à cônes des Oiseaux. De même, en est-il des rétines à bâtonnets des Mammifères et des Téléostéens.

3° Les migrations du pigment.

Sous l'action de la lumière ou de l'obscurité, le pigment se déplacerait le long des franges de l'épithélium pigmentaire. A la lumière, le pigment serait particulièrement dense au contact de la limitante

externe ; à l'obscurité, il gagnerait le corps des cellules de l'épithélium où il formerait une bande continue. Ces modifications ont été observées, pour la première fois, peu après la découverte du pourpre rétinien (PAPPENHEIM, 1842). Elles sont universellement reconnues. Pour certains auteurs (GARTEN, 1907, tout particulièrement), ces modifications s'accompagneraient de variations de la longueur des franges de l'épithélium pigmentaire. L'exposition à la lumière déterminerait un allongement des franges. L'obscurité aurait une action inverse. La facilité avec laquelle, après séjour à l'obscurité, on sépare l'épithélium pigmentaire du reste de la rétine confirme ces indications. J'ai effectué, maintes fois, cette séparation de la lame la plus externe de la rétine.

Les gouttes huileuses qu'elle renferme, dans certains cas, subiraient aussi des modifications en fonction de l'éclairement, quant à leur couleur et leurs dimensions. Je reviendrai ultérieurement sur ces particularités. Quant au pigment lui-même, certains admettent qu'il se détruirait, en partie, selon l'intensité des radiations reçues.

Parmi les auteurs qui ont spécialement étudié cette question, il convient de retenir surtout CHIARINI et VAN GENDEREN STORT. Ils ont systématiquement cherché à apprécier l'amplitude des migrations du pigment en fonction du temps d'exposition à la lumière et de l'intensité de cette lumière. Après une minute d'exposition à la lumière solaire, le pigment de l'œil du *Leuciscus* commence à se déplacer. Le déplacement total ne s'effectue qu'au bout de quelques heures. Quatre à cinq minutes d'obscurité seraient indispensables pour provoquer un déplacement sensible en sens inverse. Le déplacement maximum, dans ce même sens, se ferait au bout d'une heure et demie. Ces observations concordent avec celles de PERGENS.

Les recherches de VAN GENDEREN STORT sont résumées dans le tableau suivant qu'il convient de transcrire intégralement, à la fois parce qu'il confirme les recherches antérieures sur la question et, par les conséquences qui en découlent et que n'ont point aperçu les précédents auteurs, ni VAN GENDEREN STORT lui-même.

Après 6 minutes d'exposition à la lumière du jour.

Après 1/2 heure d'exposition à la lumière du jour faible et diffuse.

Après 1 heure d'exposition à la lumière du jour assez forte.

Après une heure d'obscurité absolue.

Après 2 heures d'obscurité absolue.

Après 4 heures d'obscurité absolue.

Le pigment atteint, tout au plus, le tiers externe du segment externe des bâtonnets.

Le pigment atteint le milieu des bâtonnets du segment externe.

Le pigment atteint la limitante externe. Tout le segment externe des bâtonnets est recouvert de pigment.

Le 1/4 interne du segment externe est libre de pigment.

La moitié interne du segment externe des bâtonnets est découverte par le pigment.

Pigment complètement rétracté.

Il est regrettable que VAN GENDEREN STORT ne donne pas des mesures plus précises de l'intensité des lumières employées.

ANGELUCCI, à cet égard, est plus précis. Après cinq minutes d'exposition à la lueur d'une bougie, le pigment se retire, comme à l'obscurité complète. En opérant avec une lumière qui ne permette pas à l'Homme de distinguer les couleurs, aucun mouvement du pigment ne se produit chez la Brème, tandis qu'il effectue une migration appréciable chez la Grenouille.

4° *La lumière est-elle le seul excitant capable de déterminer de tels mouvements ?*

Les travaux d'ENGELMANN, ANGELUCCI, HERZOG, FICK, GRADENIGO, ont montré que de nombreux autres facteurs pouvaient intervenir.

L'éclairage du corps, les yeux exceptés, et, tout spécialement, des parties postérieures du corps ; — des vibrations, transmises au corps. — La pression sur un œil ; la chaleur ; le froid, exercent une action appréciable. La naphthaline provoquerait une contraction des cellules de l'épithélium pigmentaire, contraction, il est vrai, suivie de nécrose. L'injection de santonine provoque le tassement du pigment contre la limitante externe, même après deux heures

d'obscurité. D'après OVIO, l'injection de cocaïne, dans le vitré de Lapins ou de Grenouilles, arrête les mouvements du pigment. LODATO, dans les mêmes conditions, aurait constaté une ébauche de mouvement dans les parties centrales de la rétine seulement.

L'état physiologique interviendrait également. D'après HAMBURGER, SIVIEN, WENDT, DITLER, les Grenouilles de printemps réagissent mieux que les Grenouilles d'hiver.

C'est en partant de ces données que j'ai institué, en collaboration avec M. STUTINSKY, une série d'expériences dans le but d'apprécier l'action de divers produits endocriniens.

Comme je l'indique plus loin, des extraits hypophysaires paraissent donner quelques résultats. Mais nos recherches ne sont encore qu'à leur début. De nombreuses expériences doivent être faites pour nous permettre de conclure.

5° *Les mouvements du pigment et la forme des cellules visuelles.*

Ces mouvements se produisent-ils dans toutes les rétines?

Chez les Poissons, ils sont incontestables et particulièrement nets. Cela tient à deux causes : à l'abondance du pigment et à la hauteur des franges de l'épithélium qui le supporte. Par suite, ce sont les Poissons qui ont été les plus étudiés à cet égard.

Les migrations sont encore appréciables chez les Batraciens. Mais, comme chez les Poissons, ce sont les parties centrales de la rétine qui marquent le maximum d'amplitude.

Chez la plupart des Reptiles, elles sont très généralement nulles. DETWILER et LAURENS signalent, cependant, des mouvements chez le *Phrynosoma cornutum*, l'*Eremia argus* et l'*Alligator*.

ANGELUCCI, CHIARINI, GARTEN, PARDO, signalent un très léger mouvement du pigment rétinien chez les Oiseaux ; la rétine des Corneilles est particulièrement démonstrative à cet égard.

Chez les Mammifères, les mouvements, s'ils existent, sont à peine sensibles. Les auteurs précédemment cités ont étudié le Lapin, le Chien, le Singe (?), le Bœuf, le Rat, le Hérisson. J'ai repris systématiquement la question chez le Cobaye ; l'obscurité absolue, ou un éclairage de 2.000 lux, n'ont produit aucun effet appréciable.

Ces mouvements sont donc fort loin d'être la règle ; quand ils se produisent ont-ils quelques rapports avec la forme de cellules

visuelles ? Ce point, capital, étant donné ses conséquences quant au rôle du pigment, n'a point jusqu'ici retenu l'attention.

Chez les Téléostéens, les mouvements ont la même amplitude et se produisent avec la même rapidité, qu'il s'agisse d'une rétine à bâtonnets ou d'une rétine mixte, quelle que soit d'ailleurs, dans ce dernier cas, la richesse en bâtonnets ou en cônes.

Les Reptiles, à migration généralement nulle, sont à rapprocher des Oiseaux où existe une ébauche de migration. Les rétines des représentants de ces deux groupes offrent, cependant, quant à la forme des cellules et à leurs inclusions, bien des ressemblances.

Les cellules visuelles des Téléostéens sont aussi, à bien des égards, leurs dimensions mises à part, comparables à celles des Mammifères. Chez les premiers, le mouvement du pigment atteint le maximum d'amplitude observé. Chez les seconds, ces mouvements sont pratiquement nuls, que la rétine renferme des cellules à cônes ou qu'elle ne comprenne que des bâtonnets : le fait doit être souligné.

Certaines cellules visuelles de Rongeurs ou de Cheiroptères rappellent, de très près, celles de nombreux Téléostéens de grands fonds et de nombreux Pleuronectes. Or, le pigment des premiers n'effectue aucun mouvement, tandis que celui des seconds atteint son maximum d'amplitude. Chez les Téléostéens, en outre, les mouvements sont du même ordre de grandeur, que les bâtonnets prédominent (*Silures*, *Apodes*, *Pleuronectes*) ou que les cônes soient nombreux (*Cyprins*, *Epinoches*, *Salmonides*, espèces à fovea : *Lophobranches*, *Blennies*, *Serrans*).

6° *Les mouvements du pigment et les variations de forme des cellules visuelles.*

Dans l'hypothèse où le pigment mélanique jouerait un rôle protecteur, les cellules visuelles subiraient aussi, sous l'influence de la lumière, des variations de forme, de manière à compléter l'action du pigment. C'est ainsi que les cônes ne s'allongeraient qu'à l'obscurité, et gagneraient les franges pigmentaires retirées à la périphérie. Dans le même temps, les bâtonnets diminueraient de longueur et, complètement dénudés par le pigment, atteindraient leur activité maximum. Inversement, à la lumière, les cônes diminueraient, suffisamment pourvus de longueur pour s'éloigner et

fonctionner avec le maximum d'intensité. Dans le même temps, les bâtonnets allongés seraient entièrement masqués par le pigment.

Ces interprétations s'accordent fort bien avec la théorie de la dualité de la vision. L'important est de savoir dans quelle mesure elles répondent à la réalité.

1^o Comme nous l'avons vu, les variations de longueurs des cellules visuelles sont loin d'être un fait général. Elles atteignent leur maximum chez les Téléostéens ; elles sont pratiquement nulles chez les Batraciens, les Reptiles et les Mammifères. Chez les Oiseaux, elles sont encore sensibles.

Ces variations permettent-elles d'opposer cônes et bâtonnets ? Le cas des Oiseaux diurnes est particulièrement significatif : leurs cellules, bien que morphologiquement comparables à des cônes de grandes dimensions, se comportent comme des bâtonnets.

2^o Il existe des rétines où le pigment est mobile autour de cellules dont la forme est pratiquement invariable. Telles sont les rétines des Batraciens, Grenouilles, Crapauds, Tritons. Les bâtonnets qui constituent la grande majorité des cellules visuelles sont toujours, sensiblement, de la même dimension ; les cônes, beaucoup plus rares, sont sujets à des variations d'amplitude si faibles qu'on peut les considérer comme négligeables.

3^o Une telle dissociation des mouvements des cellules visuelles et du pigment est, du reste, réalisable expérimentalement. Dans plusieurs expériences, effectuées avec la collaboration de M. F. STUTINSKY, j'ai constaté que, sous l'action d'extrait d'hypophyse et à la lumière, la mélanine se tasse légèrement à la périphérie de la rétine, comme cela s'observe dans le cas de rétine obscurée, alors que les cellules visuelles restent, en tous points, comparables à celles de rétines témoins. Mais il ne s'agit là que des expériences préliminaires que nous poursuivons et dont nous ne pourrions tirer une conclusion précise qu'ultérieurement.

4^o Il n'existe pas une concordance rigoureuse entre les mouvements du pigment et la longueur des cellules visuelles. Ces constatations, du reste, confirment les précédentes.

C'est ainsi que PERGENS constata, qu'après une minute d'éclairage, le pigment est en position obscure et les cônes très contractés. ANGELUCCI fit la même constatation après cinq minutes d'exposition à la flamme d'une bougie.

HERZOG rapporte qu'après suppression du cerveau, les cônes s'allongent (comme dans des rétines obscurées), le pigment gagne la limitante externe (comme dans les rétines éclairées). De même, d'après HERZOG, chez un animal soumis à une température plus basse que celle du milieu ambiant, la contraction des cônes est plus rapide que les mouvements du pigment. En revanche, le recul du pigment précède l'allongement des cônes après augmentation de la température.

5° Les mouvements du pigment et les variations de la longueur des cellules visuelles n'aboutissent pas forcément à éliminer fonctionnellement les cônes ou les bâtonnets, selon que le milieu ambiant est obscur ou éclairé. C'est ainsi que, chez les Téléostéens, quel que soit l'allongement ou le raccourcissement des bâtonnets, ceux-ci sont toujours masqués par le pigment, sur une hauteur plus ou moins grande. Pour les observer dans leur totalité, il est toujours nécessaire de dépigmenter les rétines de Téléostéens. Chez les Oiseaux diurnes, au contraire, quel que soit l'allongement des plus grandes cellules visuelles, celles-ci n'arivent jamais à être masquées par le pigment.

7° *L'abondance du pigment, l'amplitude de ses migrations et la forme et la mobilité de la pupille.*

« Dans quel but la migration du pigment sous l'action de la lumière? Evidemment, pour protéger la rétine contre une trop grande lumière, comme il en est des mouvements pupillaires. On peut donc associer ces deux phénomènes qui concourent à une même fin, c'est-à-dire à la protection de l'œil contre une trop grande lumière ».

Telle est l'opinion d'Ovio, résumant de nombreux travaux sur l'anatomie et la physiologie de l'œil dans la série animale (1927).

Les mouvements de la pupille et ceux du pigment concordent-ils vraiment avec cette rigueur?

Notons, d'abord, que les pupilles en fente permettent seules le maximum d'obturation, les pupilles rondes se contractant toujours de façon incomplète. Ces dernières existent chez les Téléostéens ; or, nous l'avons vu, leur pigment mélanique mobile au maximum se déplace aussi avec le maximum d'amplitude. Cette coïncidence a, certainement, contribué à faire l'opinion d'Ovio. Mais il importe

d'entrer dans le détail des faits. La pupille des Cyprins, Salmonides, Silures, Lophobranches, Percidés, des Anguilles entre autres, est ronde ou à peine ovale, et ses mouvements sont nuls ou à peine étendus.

Les Pleuronectes possèdent un opercule irien qui peut obturer la pupille dans sa presque totalité. Or, nous savons que le pigment de la rétine des Pleuronectes est très semblable à celui des autres Téléostéens. Chez les Sélaciens, à pupille plus mobile, il est curieux de constater que les pupilles rondes, ou à peine ovales, existent chez les espèces de surface (*Acanthias* et *Emissoles*), alors que les espèces de fond (*Raies*, *Torpilles*) possèdent des pupilles operculées, tandis que les espèces à comportement intermédiaire (*Scyllium*) ont des pupilles en fente. Chez tous ces Poissons, cependant, l'épithélium pigmentaire est très comparable.

Les rétines des Amphibies sont, après celles des Poissons, les plus pigmentées de celles des Vertébrés. Or, la pupille des Grenouilles et des Crapauds, à forme d'ovale, à grand axe horizontal, peut se réduire à une fente très étroite. Il en est, de même, lorsque la pupille ovale est à grand axe vertical (*Alytes obstetricans*, *Pelobates fuscus*, *Pelobates cultripis* et *Pelodytes punctatus*). Les Urodèles (*Salamandres* et *Tritons*), dont la richesse en pigment est comparable à celle des Anoures, ont, au contraire, des pupilles rondes et à mouvement réduit.

Les Reptiles, à rétines très généralement bien moins pigmentées que celle des Batraciens, ont des pupilles relativement peu mobiles. Seuls, les Crocodiles présentent des mouvements pupillaires étendus; leur pupille, en fente verticale, peut se réduire à une mince ligne noire.

Les Vipères, Naja et Pythons ont également une pupille ovale à grand axe vertical, capable de mouvements rapides et étendus. Cependant, leur rétine est très comparable, à tous égards, à celle des Couleuvres et des Tortues à pupilles rondes et à peu près immobiles.

La pupille est également ronde et fixe, ou seulement capable de très faibles contractions chez les Lézards (exception faite du Gecko) nocturnes, dont le pigment est très comparable à celui des Lézards diurnes.

Chez les Oiseaux, les pupilles sont rondes et se contractent « moins cependant que celles de l'Homme » d'après A. ROCHON-

DUVIGNEAUD et, d'après le même auteur, chez les Oiseaux nocturnes « la pupille se dilate plus et ne se contracte pas plus. L'Oiseau nocturne n'a donc pas une défense pupillaire contre la lumière du jour égale à celle du Reptile nocturne ».

Cependant, le pigment mélanique rétinien pour les Oiseaux nocturnes, je l'ai constaté chez les Chouettes tout spécialement, n'est pas beaucoup plus abondant que celui des diurnes ; or, certaines Chouettes, notamment, sont capables d'activité diurne.

Parmi les Mammifères, il convient de distinguer les yeux à pupille ovale et les yeux à pupille ronde, soit à l'état de repos, soit à l'état de contraction.

Les premières sont celles des Ruminants, Solipèdes, Cétacés, de divers Carnassiers (*Chat, Renard*). Les secondes existent chez l'Homme, les Singes, de nombreux Insectivores, Rongeurs, certains Carnassiers (*chien, félin, fouine*).

Les uns et les autres ne diffèrent pas sensiblement quant à leur richesse en pigment. Quant à la forme des cellules visuelles, elle est des plus variables d'un cas à l'autre. Ainsi le cas des Mammifères ne peut, comme le fait remarquer ROCHON-DUVIGNEAUD, être assimilé à celui des Reptiles.

2. — Les boules colorées.

Comme je l'ai indiqué en procédant à l'étude comparée des cellules visuelles, certaines d'entre elles présentent, soit à l'union du segment externe et de l'ellipsoïde, soit entre ce dernier et le myoïde, des inclusions, réfringentes sur le vivant, incolores ou diversement colorées et solubles dans les réactifs de technique histologique courante (alcools et hydrocarbures). Ce sont les gouttes huileuses, appelées, souvent encore, boules colorées.

Elles ne sont pas spéciales aux cellules visuelles. Elles existent aussi dans l'épithélium pigmentaire de quelques Vertébrés, les Batraciens et les Mammifères. Là, leur taille et leur nombre sont des plus variables. Elles se montrent sur des étalements de rétines, soit incolores, soit colorées en jaune pâle. Les auteurs les considèrent comme de simples particularités de la structure de l'épithélium pigmentaire, sans leur reconnaître un rôle dans la physiologie de la

vision. Les gouttes huileuses sont, à cet égard, bien plus importantes.

WALLS, dans son récent mémoire sur les filtres colorés intra-oculaires, leur consacre un chapitre fort documenté auquel il convient de se rapporter. Mes recherches personnelles me permettent de compléter, ici, les données de WALLS, m'attachant surtout à examiner la valeur des diverses hypothèses relatives à leur rôle.

1° *Les gouttes huileuses et la forme des cellules visuelles.*

La théorie dualiste et les traités classiques considèrent la goutte huileuse comme une caractéristique de la cellule à cônes. Une remarque alors s'impose.

Si l'on excepte les Monotrèmes et les Marsupiaux, aucun Mammifère, jusqu'à plus ample informé, ne possède de goutte huileuse. Les Téléostéens qui, de tous les Vertébrés, sont les plus proches des Mammifères quant à la forme des cellules visuelles, dont la rétine, par suite, reproduit, dans bien des cas, le schéma classique des cônes, en sont dépourvus.

Les gouttes huileuses existent néanmoins dans des cellules qui se rapprochent aussi de ce schéma, telles sont les gouttes huileuses des Grenouilles et des Crapauds, celles de certaines cellules réceptrices de la rétine des Oiseaux; j'en ai donné, précédemment, plusieurs exemples. Là, la goutte huileuse dépend d'une cellule à segment externe court et à peine triangulaire, à ellipsoïde sensiblement globuleux et à myoïde à peine marqué.

Mais, il en va tout autrement chez de nombreux Reptiles. Les dessins que j'ai donnés des cellules visuelles d'*Acanthodactyle*, de Caméléons, de *Zootoca*, de *Varanus arenarius*, en sont des exemples. Dans ces cellules, le segment externe est celui d'un bâtonnet long et mince de Mammifères ou de certains Téléostéens.

Chez les Oiseaux diurnes, en revanche, la goutte huileuse apparaît souvent dans des cellules à segment externe épais, court et cylindrique, très comparable à un segment externe de bâtonnet de Batraciens.

Ces mêmes gouttes se rencontrent également dans des cellules qui, par toutes leurs parties, se rapportent à des bâtonnets typiques, telles les cellules visuelles périfovéales des rétines de Reptiles et d'Oiseaux et les cellules visuelles de la Chouette chevêche.

Chaque cellule en renferme-t-elle une ou plusieurs ?

Sont-elles uniques ou multiples ? Les deux éventualités se réalisent. Lorsque la goutte est unique, elle est généralement placée entre l'ellipsoïde et le myoïde (cas des Oiseaux diurnes, par exemple) ; lorsqu'il existe deux gouttes pour une cellule, la plus volumineuse occupe, généralement, la place de la goutte unique, la plus petite est logée entre le segment externe et l'ellipsoïde (nombreux Reptiles, Acanthodactyles, Trogonophis, Varans).

Les paraboloïdes des Batraciens se rapprochent, par certains caractères de structure et par leur situation entre l'ellipsoïde et le myoïde des gouttes huileuses des rétines que je viens d'énumérer. Les paraboloïdes ont ceci de remarquable qu'ils font partie de cellules visuelles à segment externe cylindrique et massif.

Ainsi, la présence de gouttes huileuses ne caractérise pas une forme précise et définie de cellules visuelles, contrairement à l'opinion courante. Elles coexistent avec des segments externes, des ellipsoïdes, des myoïdes de formes et de dimensions très variables. Nous verrons leur rapport avec le mode d'activité des individus.

La coloration des gouttes ou leur absence de coloration ont-elles une signification ?

Les gouttes incolores existent chez l'*Acipenser* parmi les Ganoïdes, chez les Lepidosiren, d'après WALLS (1934), chez quelques Lézards nocturnes du groupe des *Anniellidæ* et chez l'Héloderme. Peut-être en existe-t-il chez les Monotrèmes ; à cet égard, les auteurs ne s'accordent pas.

Les gouttes colorées sont jaune plus ou moins foncé, jaune orange, ou rouges. WALLS (1934) signale aussi des boules jaune verdâtre, mais il semble qu'elles se confondent le plus souvent avec les boules jaune pâle.

Les gouttes uniformément jaunes existent chez les Grenouilles, les Crapauds et de nombreux Lézards, chez des Oiseaux nocturnes, Chevêches, Effraies, moyen-Duc et aussi chez le Martinet.

Les gouttes jaunes, jaune orange et rouges coexistent tant chez les Tortues que chez les Oiseaux diurnes seulement. On ne connaît pas de rétines à boules jaune orange ou rouges, et dépourvues de boules jaunes.

La proportion de ces diverses catégories de boules est des plus variables. Le docteur A. ROCHON-DUVIGNEAUD donne, à ce sujet, des renseignements fort précis. « Les oiseaux de proie (Crécerelle,

Buse) ont des rétines plus riches en boules jaunes, plus pauvres en boules rouges, que les Mouettes, Corneilles, Pies, Geais, Merles, Grives, Pinsons, Mésanges, etc... Quelques petits insectivores (Mésange, Troglodyte, Farlouse) ont un assez grand nombre de boules incolores parmi beaucoup d'autres, jaunes et rouges. Les régions fovéales de certains Oiseaux (Crécerelles, Pluviers à collier) n'ont que des boules jaunes et très petites, conformément au diamètre des cônes fovéaux. De nombreux Colombins, Gallinacés et Passereaux présentent, du côté temporal de la rétine, une prédominance des boules rouges sur les boules rouges orangé et jaunes. Cette région a reçu le nom de champ rouge. Elle est particulièrement nette chez les Pigeons, dans le champ rouge duquel les boules de même couleur sont à peu près exclusives ».

Chez les Tortues, les boules de chaque sorte sont en nombre sensiblement égal. Leur répartition se montre assez uniforme.

Les rapports des boules colorées et du pourpre rétinien.

Certains auteurs ont admis, sans toutefois donner d'arguments précis, que, boules colorées et pourpre rétinien s'excluaient en raison du rôle opposé qu'on leur attribue, les boules colorées étant sensibles aux radiations longues, le pourpre, aux radiations courtes. Un examen comparatif, un peu étendu, permet-il une telle conclusion ?

Nous ne possédons aucun document sur le pourpre rétinien des Ganoïdes, Dipneustes, Monotrèmes et Marsupiaux ; nous ne pouvons donc rien conclure quant aux rapports de leurs gouttes huileuses et de cette substance.

Reptiles et Oiseaux diurnes ont des boules colorées et pas de pourpre — tout au moins, le pourpre n'a pas encore été mis en évidence chez eux —. Dans ces cas, l'hypothèse des auteurs paraît exacte. Mais, Grenouilles, Crapauds et Oiseaux nocturnes ont également des boules colorées et un pourpre rétinien abondant.

On doit, cependant, noter que le pourpre n'a pas encore été observé dans les rétines à boules rouges.

Les boules colorées et le pigment mélanique rétinien.

Nous avons vu en étudiant la répartition du pigment mélanique que les rétines des Batraciens, Reptiles et Oiseaux qui présentent des gouttes huileuses sont très différentes les unes des autres en ce qui concerne l'abondance de la mélanine.

La comparaison que j'ai faite de rétines de Tourterelles normales et de Tourterelles albinos ne m'a montré aucune différence entre les boules colorées de ces animaux.

Ainsi mélanine et boules colorées paraissent indépendantes, tant pour l'abondance que pour la répartition.

3. — Cornées et Cristallins jaunes.

A. — Cornées.

Dès 1887, SCHIEFFERDECKER signale l'existence de pigments jaunes dans la cornée de la Carpe et du Brochet, au niveau même de la pupille.

Plus récemment, WALLS décrit des cornées jaunes chez les Ganoïdes (*Exo vermiculatus* et *Amia calva*) et, parmi les Téléostéens, chez *Cottus bairdii*. Il existerait aussi, toujours d'après WALLS, une cornée rouge chez le mâle de l'Iguane de Balsamaa (*Cyclura calappa*).

Chez *Amia calva*, la pigmentation n'est pas uniforme. Une bande jaune orange s'étend vers la périphérie de la cornée, du côté dorsal.

Ces pigments cornéens jouent-ils quelque rôle ? WALLS l'affirme, sans la moindre discussion. Pour lui, les pigments jaunes interviennent dans la perception des couleurs. Dans le cas d'*Amia*, où la cornée n'est que partiellement pigmentée, il explique que le filtre jaune sert lorsque le Poisson regarde en haut. WALLS est à tel point sûr de son explication qu'il met en doute l'existence de la cornée rouge de l'Iguane ; il admet, alors, que l'apparente coloration soit un effet de réflexion. Il considère comme impossible que le mâle seul ait une cornée pigmentée et, plus impossible encore, qu'un filtre rouge existe chez une espèce terrestre. Un pareil filtre, dit-il, ne peut appartenir qu'à une espèce aquatique. Cette

conclusion inattendue est évidemment la traduction d'une foi irréductible.

Mieux eut valu, avant d'interpréter ainsi ces pigments cornéens, mesurer leur pouvoir filtrant. L'expérience est simple; elle consiste à placer l'une de ces cornées devant le spectroscope. C'est ce que j'ai fait, avec des cornées de *Scardinius erythrophthalmus* et *Julis giofredi*, au moins aussi pigmentées, sinon plus, que les cornées de Carpe et de Brochet.

Or, la comparaison de ces cornées avec celles des Tanches ou des Perches, non pigmentées, ne révèle aucune différence notable du spectre, contrairement aux affirmations de WALLS. Je n'ai pu étendre ces observations aux *Amia*, *Iguane* et *Cyclura*, faute d'individus vivants. Le seul Iguane, *Iguana tuberculata* que j'aie pu étudier, possédait une cornée transparente et incolore.

B. — Cristallins.

Dès 1924, PLATES signale des granulations de pigment jaune dans les fibres cristalliniennes d'un Reptile (*Geotria chibursis*). FRANZ fait la même constatation chez la Lamproie fluviale (*Petromyzon fluviatilis*). MERKER (1928) note également la coloration jaune du cristallin chez l'Ecureuil commun (*Sciurus vulgaris*). Tout récemment, WALLS (1931) signale des cristallins jaunes chez deux autres Lamproies (*Petromyzon marinus* et *Eutophenus appendix*).

Tout comme pour les cornées jaunes, WALLS attribue, *a priori*, à ce pigment cristallinien un rôle dans la vision des couleurs, sans aucune donnée expérimentale. A son dire, un cristallin jaune favorise la perception des radiations jaunes; il ne saurait exister par suite, ajoute-t-il en insistant, que chez les diurnes.

Cependant, toute une série de faits d'ordre anatomo-pathologique conduisent à une autre interprétation.

Le jaunissement du cristallin est bien connu en ophtalmologie humaine; — il constitue l'une des phases préliminaires de la cataracte sénile. Les travaux de HESS, notamment, ont établi, sur des bases expérimentales, les troubles qu'apporte à la vision la présence du cristallin jaune. On place un cristallin jauni d'un homme de 50 ans dans une cuve à faces parallèles, remplie de glycérine. Il laisse passer les radiations longues, l'absorption commence entre le vert et le bleu et s'accroît jusqu'au violet,

Hess a également constaté que la perception des ondes courtes se rétablit après extraction du cristallin, alors que cette perception était impossible avant l'opération.

Le cristallin jaune serait donc, entre bien d'autres, un facteur d'amblyopie crépusculaire ; mais il ne semble pas qu'il améliore la vision des radiations longues. Sa présence ne constitue donc pas un avantage pour les animaux diurnes qui le possèdent, comme le prétend WALLS. Sans compter que les Lamproies, aquatiques, et les Ecureuils, arboricoles, ne sont pas des animaux de pleine lumière, et que, de plus, on est en droit de se demander, étant donné le petit nombre d'individus étudiés, s'il ne s'agit pas aussi de cas pathologiques comparables à la cataracte sénile de l'Homme.

CHAPITRE IV

LES SUBSTANCES SENSIBILISANTES

Suivant la théorie de la dualité, la rétine renfermerait deux sortes de substances, dites sensibilisantes. Les unes mettraient les cellules visuelles en état de percevoir les radiations longues (boules colorées, jaune, jaune orange et rouge des cônes).

Les autres (jaune et pourpre rétinien) imprégneraient les segments externes des bâtonnets et les rendraient excitables par les radiations courtes.

Les gouttes huileuses colorées, par leur stabilité, se rapprochent du pigment mélanique, du pigment jaune des cornées et des cristallins : nous les avons étudiées avec eux sous la dénomination générale de filtre.

1. — Le pourpre rétinien.

Quant au pourpre proprement dit, il a fait l'objet d'un grand nombre de mémoires, parmi lesquels il convient de citer ceux de KHUNE, de BOLL, de GARTEN, de PARINAUD, PIÉRON.

Ce sont les conclusions de ces différents travaux qui furent le point de départ de mes recherches sur la question.

Au dire de la presque unanimité des auteurs, deux particularités principales caractérisent cette substance.

a) Le pourpre se forme à l'obscurité; il est détruit par la lumière.

b) Il se fixe — ou se forme, sur le segment externe des bâtonnets.

La solubilité de ce pourpre dans les sels biliaires — et, d'après des travaux récents, dans la digitonine — a permis d'étudier ses propriétés au spectroscope. Il absorbe le bleu et le violet quel que soit l'animal d'où il provient.

Certains auteurs (GARTEN, 1907) ont étudié le pourpre en examinant au spectroscope des fragments entiers de rétine. Ce procédé est sujet à de nombreuses causes d'erreurs, car toute la rétine intervient et non le pourpre seul.

L'abondance et la couleur varient suivant les cas. Chez les Lamproies, le pourpre est très peu abondant, beaucoup plus chez les Poissons. La solution de pourpre des premiers est rose pâle, celle des seconds, violet foncé. Chez les Batraciens, également, le pourpre est abondant et très visible sur des étalements de rétine — il le serait moins, cependant, chez les Urodèles que chez les Anoures. Parmi les Reptiles, seuls, les Crocodiles en posséderaient. Les recherches de PIÉRON et FRANÇOIS concluent à son absence dans les rétines à cônes. Les Oiseaux diurnes en seraient dépourvus, les Poules et les Pigeons notamment (d'après KHUNE). BOLL, cependant, a cru en voir chez les Pigeons. Les Chouettes, en revanche, en posséderaient, et relativement abondant. Il existerait aussi chez les Mammifères, bien que KHUNE n'ait rien constaté chez *Rhinolophus* et *Vesperugo*. Chez l'Homme, peu d'observations ont été faites. SCHENK et ZUCKERKANDL ont vu du pourpre chez un criminel exécuté à l'obscurité. FUCK et WELPOMER firent semblable constatation chez deux nouveau-nés morts dès leur naissance.

La fovea possède-t-elle du pourpre? La plupart des auteurs le nient parce que, disent-ils, la fovea ne renferme que des cônes et que le pourpre n'existe qu'au niveau des bâtonnets. Cependant, HORNER vit, à l'ophtalmoscope, une fovea rouge après huit jours d'obscurité. GARTEN met en doute cette observation. Notons, toutefois, que le pourpre serait, d'après les auteurs, plus abondant chez les Mammifères au niveau de l'area.

L'action de la lumière sur le pourpre a été étudiée, soit sur des étalements de rétines, soit sur des solutions. Qu'il s'agisse de l'un ou de l'autre procédé, l'action de la lumière n'est jamais brutale et le pâlissement consécutif n'est jamais immédiat. Le pâlissement est progressif; il est particulièrement lent vers la fin. Pour les derniers stades, GATTI et CAVAZZANI ont construit des échelles colorées. La rétine de Grenouille, par exemple, étalée sur fond blanc et exposée à la pleine lumière du jour, pâlirait en 30 minutes, mais, il faut tenir compte qu'il s'agit là d'une rétine isolée dans laquelle les éléments se nécrosent.

Chez la Chouette, le blanchiment d'une solution de pourpre s'est

effectué au bout de $3/4$ d'heure — tout comme celui du pourpre en place dans la rétine (GARTEN).

La régénération est également très lente (GARTEN). Chez la Grenouille, 1 à 2 heures d'obscurité sont nécessaires. Chez le Lapin, 30 à 38 minutes. Chez la Chouette, il faut 1 heure d'obscurité. Enfin, la régénération est encore plus lente chez les animaux à sang froid. GARTEN signale le cas d'une Brème dont le pourpre, détruit après cinq minutes d'exposition à un éclairage intensif, réapparaît au bout de 1 h. $1/2$.

La température intervient dans la régénération du pourpre. C'est ainsi que GATTI, à l'aide d'une échelle de douze couleurs, détermine la nuance qui correspond à une rétine de Grenouille pour une température connue et constante, l'optima existerait aux environs de 250.

La pilocarpine activerait la formation du pourpre. La cocaïne, d'après OVIO, la ralentirait.

Quant au siège de la formation du pourpre, les auteurs ne sont pas d'accord. Pour les uns, ce serait l'épithélium pigmentaire, pour les autres, le segment externe des bâtonnets.

L'abondance du pourpre rétinien est-elle en rapport avec une forme déterminée de cellules visuelles?

La théorie classique répond par l'affirmative : il ne pourrait y avoir de pourpre qu'en présence de bâtonnets et, d'autant plus de pourpre, que les bâtonnets sont plus nombreux.

Notons, d'abord, que ces observations ont été faites sur un très petit nombre d'animaux : quelques Poissons (la Brème notamment), la Grenouille, le Lézard des murailles, la Chouette et quelques Mammifères. Aucune étude comparative n'a été faite. De plus, les auteurs ont étudié les propriétés du pourpre sans se soucier toujours de la structure exacte de la rétine correspondante.

Pour combler cette lacune, j'ai comparé, à ce point de vue, des rétines de type très différent : Scyllium, Tanche, Girelle, Grenouille, Cistude, Cobaye, Souris albinos.

Je rappelle très brièvement la structure de ces rétines. Chez le Scyllium (*Scyllium canicula*), les cellules visuelles comprennent des bâtonnets longs et fins ou à peine cylindriques. L'épithélium pigmentaire, décrit plus haut, n'est chargé de mélanine que dans

les régions périphériques de la rétine, au contact même de l'ora serrata.

Chez les Tanches, des bouquets de bâtonnets, longs et plus fins encore que chez Scyllium, alternent avec des cônes courts et trapus. Le pigment, abondant, a tous les caractères que j'ai précédemment indiqués dans les rétines de Téléostéens. Chez la Girelle, la présence d'une fovea entraîne des différences profondes avec les rétines précédentes. Dans les régions extrafoveales, un bouquet de bâtonnets alterne avec un cône. Ces cônes deviennent de plus en plus nombreux à mesure que l'on se rapproche de la fovea, au niveau de laquelle ils constituent le seul élément visuel. Cette disposition entraîne une prédominance de cônes par rapport aux cônes des autres rétines — plus de pigment du fait de la fovea. Chez la Rascasse, tout comme chez la Tanche, un bouquet de fins bâtonnets alterne avec un cône volumineux, quelquefois un cône double. Mais, ici, si la structure est peu différente en ce qui concerne les cellules visuelles, il n'en est pas de même du pigment, beaucoup moins abondant que dans toute autre rétine de Téléostéen. La Rascasse est, en effet, le seul Poisson où l'étude des images transclérales soit possible, du fait de cette pigmentation peu importante.

La Grenouille présente, on le sait, des bâtonnets volumineux et cylindriques et des cônes à la fois moins nombreux et de taille plus réduite. La Cistude ne possède que des cônes, à boules colorées, et fort peu de pigment.

Le Cobaye, en revanche, n'a que des bâtonnets et n'est pas plus pigmenté que la Cistude.

La Souris albinos ne possède, également, que des bâtonnets, mais, naturellement, n'offre aucune trace de pigment.

2. — Résultats préliminaires.

Pour étudier le pourpre de ces différentes rétines, il faut employer comparativement deux procédés, après séjour d'égale durée à l'obscurité.

1° Examen des fonds d'yeux après énucléation et suppression du segment antérieur de l'œil.

2° Examen de solutions (dans la bile de bœuf, à 3 o/o dans l'eau distillée, notamment). Pour les solutions, il convient d'immerger

dans le même volume de bile des portions de rétine de surface sensiblement égale.

Résultat après deux heures d'obscurité :

La rétine ou la solution de pourpre de Scyllium et de Cobaye sont rose pâle.

Celle de Grenouille et de Rascasse sont rose plus foncé.

Celle de Tanche est plus foncée encore.

La Girelle présente une rétine ou une solution de pourpre, rouge violacé.

Les solutions les plus foncées (Tanche et surtout Girelle) prennent, par dilution dans la bile à 3 o/o, la teinte des solutions de pourpre de Scyllium et de Cobaye.

La Cistude et la Souris albinos ne donnent aucune variation de teinte de la rétine et ne colorent pas la solution de bile.

Il résulte de ces observations que la richesse en pourpre n'est pas en rapport direct avec l'abondance de bâtonnets.

Les solutions les plus concentrées sont obtenues avec les rétines de Girelle, où les cônes sont plus nombreux que partout ailleurs. Mais il convient de remarquer que cette rétine est aussi la plus pigmentée de toutes les rétines ici examinées. En effet, l'abondance de pourpre décroît à mesure que l'on s'adresse à des rétines de moins en moins pigmentées : Girelle, Tanche, Grenouille, Rascasse, Cobaye, Souris.

La Cistude fait exception et son étude demande à être reprise, en la comparant à d'autres animaux dont les rétines présentent des caractères analogues.

L'absence totale de bâtonnets jouerait-elle? PIÉRON, dans le cas du Lézard, l'affirme ; mais, n'a-t-on point signalé l'existence de traces de pourpre dans des rétines d'Oiseaux diurnes (Pigeon) qui, eux aussi, ont des cônes, comparables, à bien des égards, à ceux des Reptiles. Il y a là une série de recherches que je me propose de reprendre ultérieurement.

Quoi qu'il en soit, le pigment paraît indispensable (l'absence de pourpre chez les Albinos en est une preuve) et son abondance est en rapport direct avec la richesse en pourpre. N'y aurait-il point là une indication sur l'origine du pourpre ? C'est ce que je me propose de voir très prochainement.

Un autre fait est à noter. Les rétines d'Albinos n'ont pas de pigment. En revanche, les portions centrales de la rétine de Scyllium

en possèdent ; or, ces portions, par l'absence de pigment et la forme des cellules visuelles, rappellent de près une rétine de Souris albinos. Il est vrai que, dans la rétine de *Scyllium*, le pigment fait une couronne périphérique bordant l'*ora serrata*. Le pourpre formé à ce niveau ne diffuserait-il pas dans la rétine entière ? Mais alors il faudrait admettre que le pourpre de toute rétine est également capable de diffuser et l'on ne comprendrait donc pas que les foveæ soient dépourvues de pourpre ainsi que l'affirment les auteurs.

Ils l'ont admis *a priori* :

1° parce que la fovea ne contient que des cônes ;

2° parce qu'il est admis que le pourpre ne se produit qu'au niveau des bâtonnets. Mais, à part quelques examens ophtalmoscopiques, forcément entachés d'erreurs, aucune étude directe n'a été faite.

Pour combler cette lacune j'ai examiné des étalements de rétines à fovea après avoir mis les animaux à l'obscurité pendant les 3 heures précédentes. Je me suis adressé à 6 Serrans (*Serranus cabrilla*), 4 Girelles (*Julis giofredi*), 1 Blennie (*Blennius gattorugine*). La papille mise à part, la rétine s'est montrée uniformément colorée dans tous ces cas : rien n'autorisait à dire que la région fovéale était dépourvue de pourpre.

L'action de la lumière sur le pourpre rétinien.

En recherchant la part qui revient aux bâtonnets et à l'épithélium pigmentaire dans la genèse du pourpre, j'ai été amenée à aborder cette question. Mon examen a porté sur des rétines de types très différents quant à leur richesse en pigments mélaniques et à la nature de leurs cellules visuelles, cônes ou bâtonnets. Il s'agissait de rétines d'Elédone (*Eledone moschata* Leach), de Roussette (*Scyllium canicula* L.), de Rascasse (*Scorpæna Scrofa* L.), de Girelle (*Julis giofredi* Risso), de Grenouille (*Rana temporaria* L.), de Souris albinos. J'ai examiné le pourpre tant sur des étalements de rétine fraîche que dans des solutions dans la bile de Bœuf à 4 o/o. Dans les deux cas les résultats sont superposables. Pour effectuer les solutions, des fragments de rétine de dimensions sensiblement égales sont immergés dans le même volume de solvant, de manière à obtenir des produits comparables.

La solution de pourpre de *Scyllium* se décolore au bout de

1 heure et demie d'exposition à une lumière de 65 lux. La solution de pourpre de Rascasse se décolore après 3 heures environ d'exposition à la même lumière. Le pourpre de Grenouille se comporte sensiblement de semblable manière. Celui d'Élédone et de Girelle résiste à un éclairage intense d'un millier de lux, pendant 24 heures.

Ces constatations conduisent à se demander si le pourpre n'existerait pas dans des rétines exposées à la lumière. Une nouvelle série d'observations a donné les résultats suivants : une solution de pourpre de Girelles exposée à un éclairage de 1000 lux environ pendant 6 heures (solution de concentration sensiblement égale à celle des solutions de rétines d'animaux mises à l'obscurité pendant le même nombre d'heures) a pris une teinte identique et, au spectroscope, a donné dans le bleu et le violet la même bande d'absorption que la solution de pourpre d'animaux obscurés. L'étude du pourpre d'Élédones éclairées ou obscurées pendant un nombre d'heures variant de 1 à 6 a donné les mêmes résultats. Le pourpre de la Rascasse et de la Grenouille ne disparaît que sous l'action d'un éclairage intense : une heure de pleine lumière solaire par exemple. Sous un éclairage de 50 lux, le pourpre persiste au niveau de la rétine et donne encore une solution faiblement colorée. La rétine de *Scyllium* est plus sensible encore à l'action de la lumière. J'ai établi précédemment que le pourpre des différents animaux examinés est de composition très voisine ; les spectres d'absorption sont comparables. Il ne s'agit, entre les divers cas, que de différences de concentration.

Ainsi, l'action décolorante de la lumière n'est appréciable que si l'on opère sur des rétines pauvres en pourpre ou sur des solutions très étendues (*Scyllium* et Rascasse) ; cette action est pratiquement nulle sur des rétines à pourpre très abondant, donnant des solutions très concentrées (Girelle et Élédone). Dans ces derniers cas, le pourpre paraît exister d'une manière constante dans la rétine. Il devient alors difficile de comprendre comment la destruction et la régénération alternatives de cette substance sensibiliseraient les bâtonnets et en feraient les organes de la vision crépusculaire, comme on l'admet communément. Et même, chez les animaux assez pauvres en pourpre pour que l'influence de la lumière soit appréciable, la lenteur de la régénération et de la destruction du

pourpre rendent ce mécanisme sans effet utile dans la perception des excitations lumineuses.

De plus, il est remarquable que les rétines à pourpre persistant sont les plus riches en mélanines. Cette concordance, sur laquelle je reviendrai ultérieurement, peut donner des indications sur la genèse de pourpre.

CHAPITRE V

LA THÉORIE DE LA DUALITÉ ET L'ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Certains physiologistes et ophtalmologistes ont voulu trouver dans divers cas pathologiques de nouveaux arguments en faveur de la théorie de la dualité.

Assez récemment l'un d'eux, HIROTA, a construit des courbes de la sensibilité de la rétine dans plusieurs cas qui lui paraissaient correspondre à des altérations des cônes ou des bâtonnets, ensemble ou séparément. Il s'attache à quatre cas bien précis :

L'achromatopsie totale,
La maladie d'Oguchi,
L'héséranopie idiopathique,
La rétinite pigmentaire.

De quel principe part HIROTA pour l'établissement de sa courbe ? Il admet avec POSH, suivi par CARP, COHN et KÆNIG, que l'acuité visuelle croît suivant une progression logarithmique par rapport à l'intensité de l'éclairage. Il construit, ainsi, la courbe de sensibilité de l'œil normal. Cette courbe comprend deux tronçons. L'un, à peine incliné, correspond aux faibles éclairages. L'autre, plus incliné, correspond aux éclairages plus intenses ; il admet que la première portion de la courbe correspond aux bâtonnets, la deuxième, aux cônes. Le point de jonction des deux portions correspondrait à une acuité de $\frac{1}{10}$. D'où l'on pourrait conclure que les bâtonnets ne sont capables que d'une très faible acuité.

Ceci établi, HIROTA construit, de la même manière, des courbes pour les cas précédemment énumérés.

1° Dans le cas de l'achromatopsie totale (il examine deux malades), la courbe tout entière correspondrait à celle des bâtonnets de l'homme normal.

2° Dans le cas de la maladie de OGUCHI, la courbe correspondrait uniquement à celle des cônes humains.

3° Il en est de même pour l'hésperanopie dite idiopathique.

4° Dans le cas de rétinite pigmentaire, la courbe obtenue ne peut, en aucun cas, être rapprochée de la courbe normale (fig. 56).

Ces courbes tirent leur intérêt de ce que l'on sait — ou plutôt de ce que l'on suppose — des rétines dont elles expriment l'acuité.

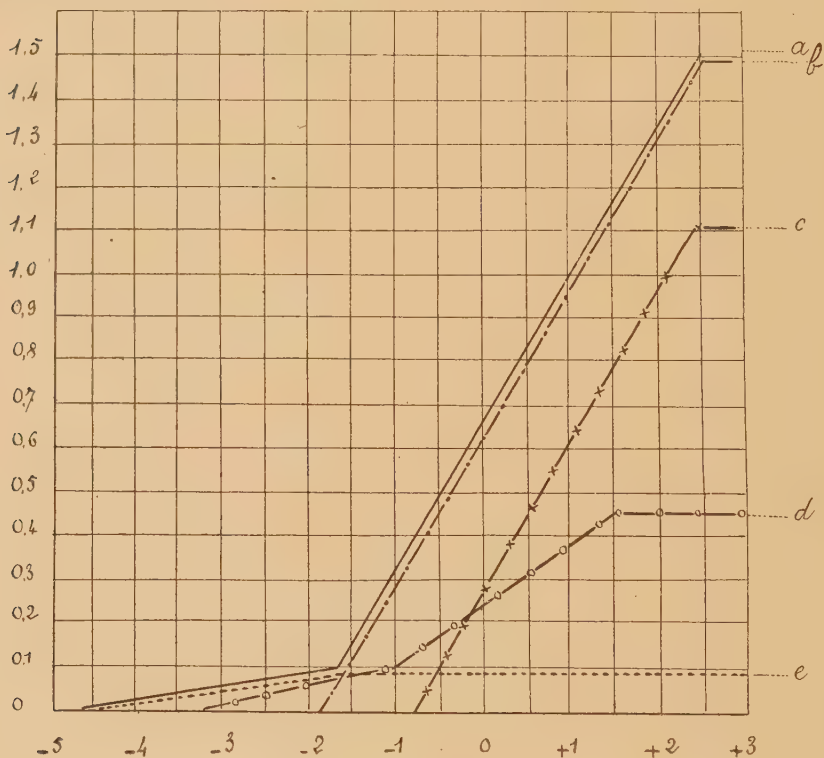


Fig. 56. — Courbes d'HIROTA, d'après LAGRANGE.

- a* = Œil normal.
- b* = Maladie de Oguchi.
- c* = Héméralopie idiopathique.
- d* = Rétinite pigmentaire.
- e* = Achromatopsie totale.

C'est ainsi que chez les achromatiques totaux, on admet qu'il existe une lésion des cônes, les bâtonnets conservant leur intégrité.

Dans le cas de la maladie de OGUCHI, en revanche, seuls, l'épithélium pigmentaire et les bâtonnets seraient atteints. Les cônes seraient intacts et, même, plus nombreux que normalement.

Il en serait ainsi dans le cas de l'hésperanopie idiopathique ; là, encore, les cônes seuls seraient intacts. Enfin, lorsqu'il s'agit de la dégénérescence pigmentaire de la rétine, cônes et bâtonnets seraient tous altérés.

Ces « constatations histologiques » permettent évidemment d'interpréter les courbes d'HIROTA de manière à les faire exactement concorder avec la théorie dualiste.

Mais, que valent ces courbes elles-mêmes et les arguments histologiques ?

HIROTA admet que, dans l'œil normal, lorsque l'acuité est inférieure à $\frac{1}{10}$, seuls, les bâtonnets entrent en jeu. Au-dessus de $\frac{1}{10}$, ils seraient en quelque sorte paralysés.

Inversement, pour une acuité inférieure à $\frac{1}{10}$, les cônes seraient négligeables. Or, il s'agit là d'affirmations pures, qui attendent démonstration.

Comment, d'ailleurs, le démontrer ? Dans la rétine humaine, en dehors de la région fovéale, cônes et bâtonnets forment une mosaïque d'éléments serrés et contigus, disposition qui rend plus que difficile leur examen physiologique.

Ensuite, que retenir des arguments anatomiques fournis par HIROTA ?

Il a étudié deux achromatiques totaux — déjà, ce nombre est bien insuffisant par rapport à l'importance des conclusions que l'on en tire. De plus, ces deux malades présentaient, outre l'achromatopsie, une acuité visuelle « notablement » au-dessous de $\frac{1}{10}$, de la photophobie et du nystagmus : pour parler clair, il s'agissait de deux individus presque aveugles.

La courbe de leur sensibilité rétinienne s'accorderait, d'après LAGRANGE qui expose les travaux d'HIROTA, « avec l'hypothèse que l'achromatopsie totale est une maladie des cônes et que la seule vision qui persiste est fournie par les bâtonnets ».

Que la courbe de sensibilité d'une telle rétine s'inscrive tout entière dans la portion du graphique qui correspond à une acuité inférieure à $\frac{1}{10}$, rien de plus normal. La mesure directe de l'acuité des yeux étudiés l'indique. Mais, que cette portion de courbe corresponde exclusivement à la sensibilité des bâtonnets, nous l'igno-

rons complètement ; aucune vérification histologique ne permet de l'affirmer.

La lésion des cônes n'est, dans l'achromatopsie, qu'une pure hypothèse. LAGRANGE lui-même le reconnaît.

Quant à dire, avec HIROTA, que cette courbe se superpose à celle des bâtonnets d'une rétine normale, nous n'en avons pas le droit, puisque rien ne nous autorise, nous l'avons vu précédemment, à construire la courbe des bâtonnets normaux à l'exclusion des cônes.

Si HIROTA n'hésite pas à tirer des conclusions du cas de deux achromatiques il n'hésite pas davantage à donner une interprétation pour le cas unique de la maladie de OGUCHI, la seule qu'il ait pu se procurer.

L'observation ne manque d'intérêt ni d'importance, aussi semble-t-il indispensable d'en donner le résumé intégral fait par LAGRANGE.

« Il s'agissait d'un paysan âgé de 21 ans, venu consulter à la clinique d'Ossaka ; il n'était pas fils de consanguins, mais il avait un frère plus jeune, âgé de 9 ans, atteint d'hésperanopie et présentant le même fond d'œil. Son frère aîné était bien portant et il avait perdu une sœur aînée qui n'était pas hésperanope.

« Son hésperanopie avait été constatée dès l'enfance et il semble qu'elle n'avait ni progressé, ni diminué. Son acuité visuelle était normale ainsi que son sens chromatique central. Son champ visuel normal pour le blanc (lorsqu'il était pris dans une pièce claire) était légèrement rétréci à l'éclairage diminué ; en revanche, le champ visuel pour le bleu était très rétréci. Il présentait une grosse altération du sens lumineux, l'étude du pouvoir d'adaptation montrait que le seuil s'abaissait tout d'abord quelque peu pendant les cinq premières minutes d'obscuration, qu'ensuite, il restait fixe pour recommencer à baisser une heure après et n'atteindre le maximum d'abaissement qu'au bout de deux jours. A l'ophtalmoscope, le fond de l'œil paraissait partout d'une couleur jaune grisâtre avec un trouble blanchâtre plus accentué vers la région équatoriale. Le malade étant mort de tuberculose à l'hôpital, le prélèvement de ses globes oculaires a pu être fait dans des conditions parfaites, puisque, aussitôt après la mort, on put injecter dans le vitré une solution de formol à 10 o/o et faire quatre heures après l'énucléation. Les globes ont été fixés dans la solution de CIACCIO.

« Les constatations faites par OGUCHI, au point de vue histologique, sont les suivantes :

« 1^o *Anomalies des cônes rétinien*s. — a) Anomalies de répartition :

« Il y a une répartition anormale des cellules à cônes qui fait ressembler cette rétine à celle des Oiseaux diurnes. Au lieu d'être limitée à la zone maculaire, l'accumulation des cônes s'étend très notablement du côté temporal.

« b) Situation anormale des grains externes.

« Associée à cette accumulation de cônes, on observe la position anormale de certains de leurs noyaux. Tandis que, sur une rétine normale, les noyaux cellulaires sont régulièrement répartis en dedans de la membrane de JACOB et constituent la couche des grains externes, on voit ici, non seulement là où les cônes sont anormalement accumulés, mais un peu partout dans la rétine, des éléments nucléaires aberrants. Ces noyaux, semblables dans l'ensemble par leurs réseaux de chromatine aux noyaux des cellules à cônes, n'en diffèrent que par la dimension ; ils sont presque toujours plus grands et se trouvent comme dans un alvéole vide.

« 2^o *Couche intermédiaire à la couche pigmentaire et des bâtonnets*. — Une seconde particularité est l'existence entre l'épithélium pigmentaire et la membrane de JACOB d'une couche intermédiaire constituée, d'une part par les articles externes des cellules visuelles, d'autre part par une substance présentant les mêmes réactions colorantes que le protoplasme de l'épithélium pigmenté, mêlée de grains de fuchsine. La fuchsine s'y présente surtout en cristaux, mais on y trouve aussi des sphérules qui forment çà et là des amas.

« 3^o *Altération des cellules de l'épithélium pigmenté*. — Sur les préparations de cette couche intermédiaire formant un agglomérat composé des prolongements externes des cellules visuelles et du pied des cellules pigmentées, l'épithélium pigmenté apparaît comme détaché de ses franges et forme une sorte de basale lisse, arrondie avec des corps cellulaires sans pied. On y reconnaît des éléments lipoïdes ; mais ce qu'il y a de plus particulier, c'est que le noyau y prend régulièrement le colorant ; tandis que, normalement, il se colore d'une façon uniforme et avec une intensité moyenne, ici la coloration se fait par places, comme par zones chromatophiles où la coloration est vive, tandis qu'auprès d'elle il y a des îlots qui ne prennent pas la coloration. On note, en outre, qu'il y a dans le noyau de petites sphères homogènes rondes ou ovales, qui se colorent fortement en rouge avec l'éosine.

« Ces constatations histologiques constituent un document précieux et il semble surtout qu'il faille en retenir :

« 1° L'existence d'une surface anormalement grande de la rétine où ne se trouvent que des cônes. Il y a là une coïncidence curieuse qui rappelle ce que l'on observe chez les oiseaux diurnes ;

« 2° L'altération de l'épithélium pigmenté (dont un seul examen histologique pratiqué ne garantit peut-être pas que ce qui est décrit comme lésions ne soit pas dû à des artefacts) mérite toutefois d'être superposé à ce que l'on voit à l'ophtalmoscope. »

La lecture de cette observation suggère diverses critiques fort importantes :

Le choix du fixateur, le formol à 10 0/0, n'est pas précisément heureux pour une étude des cellules visuelles, sa dilution dans le vitré abaisse notablement sa concentration. La fixation convenable d'une rétine exige au moins l'énucléation immédiate, même après injection de fixateurs dans le vitré. Or, ici, l'énucléation est faite quatre heures après la mort.

Deux indications, fournies par HIROTA et LAGRANGE, confirment la probabilité d'une fixation insuffisante : les noyaux des grains externes ne se colorent pas uniformément et sont logés dans un alvéole vide ; ne s'agit-il point là d'un processus de nécrose ?

Quant aux altérations de l'épithélium pigmentaire, l'auteur ne garantit pas que les lésions ne soient des artefacts.

Nous sommes donc contraints d'avoir des doutes sérieux quant à la discrimination des cônes et des bâtonnets, et d'autant plus que, dans les régions fovéales et maculaires, par exemple, ces éléments se ressemblent beaucoup. Dès lors, comment accepter sans réserve la prétendue anomalie de répartition des cônes ? Comment établir la comparaison entre des éléments mal fixés et normalement peu distincts ?

Même cette anomalie de répartition existant, elle serait limitée, n'occupant qu'une faible surface de la rétine ; l'auteur n'indique pas qu'elle coïncide avec une altération des bâtonnets. Pourquoi, alors, la courbe de sensibilité de ces éléments ne figure-t-elle pas sur le graphique ?

Puisqu'aucune lésion des bâtonnets n'est signalée, on peut admettre qu'HIROTA eut pu construire pour eux une courbe ressemblant à celle qu'il a fournie pour l'œil normal. Dans ce cas, la

maladie de OGUCHI se traduirait par une courbe de sensibilité rétinienne assez peu différente de celle de la sensibilité de l'œil intact.

L'Héspéranopie idiopathique ou essentielle est mieux connue, tout au moins dans ses manifestations cliniques. Elle peut être épidémique, endémique, héréditaire.

« La vision diurne est intacte et la vision nocturne plus ou moins nulle ; avec un éclairage naturel ou artificiel, la vision reparaît en proportion de l'intensité lumineuse. L'orientation, impossible dans la nuit, redevient possible au clair de lune ou avec une lumière. Cette héméralopie, suivant les sujets affectés et toutes choses égales d'ailleurs, offre divers degrés — Acuité et chromatopsie ordinairement normales. »

Quant à sa cause, on admet par hypothèse une insuffisance des bâtonnets et du pourpre ; mais cette hypothèse n'a jamais été vérifiée. LAGRANGE, lui-même, reconnaît que cette altération des bâtonnets est « difficile à démontrer ».

En outre, l'Héspéranopie peut se manifester dans de multiples cas où les lésions des cellules visuelles, si elles existent, n'ont jamais été décrites : c'est ainsi que l'héspéranopie peut se manifester au cours de maladie infectieuse (typhoïde), du paludisme, d'anémies très prononcées, dans certaines intoxications (quinine, sulfure de carbone, sidérose). Elle existe aussi chez les hépatiques et s'améliore après ingestion de foie ou d'extraits hépatiques. On connaît également de très nombreux cas d'héspéranopie par carence (vitamine A).

Des altérations des diverses parties de l'œil peuvent aussi s'accompagner d'une héspéranopie plus accentuée : la myopie, l'amblyopie monoculaire, les altérations de la pupille et du cristallin.

En ce qui concerne la rétinite pigmentaire, les principales lésions peuvent être résumées, comme l'a fait LAGRANGE, d'après les travaux de GONIN.

« Cette affection a, au début, pour signes principaux :

- 1° L'héspéranopie ;
- 2° L'altération du champ visuel périphérique ;
- 3° Un aspect pigmenté de la rétine avec teinte gris jaunâtre.

Pour ce qui est de l'héspéranopie, elle a ceci de particulier qu'elle s'installe précocement et qu'elle est progressive.

« Le champ visuel présente un rétrécissement d'un type spécial.

Il est concentrique et se présente sous la forme d'un scotome annulaire. GONIN a insisté sur ce fait signalé pour la première fois par VON GRAEFE en 1858. De même que le syndrome d'héspanopie, ce scotome annulaire a une tendance à progresser ; il s'étend vers la périphérie, resserre le centre qu'il finit par atteindre en réduisant la vision centrale elle-même au-dessous de $1/10^e$, tandis que, dans la première partie de la maladie, le rétrécissement du champ visuel ne s'est guère traduit au point de vue fonctionnel que par l'héspanopie ».

« En ce qui concerne le siège de la lésion :

1° La pigmentation rétinienne dans la rétinite pigmentaire a son maximum au voisinage de l'équateur et non pas à l'extrême périphérie de la rétine ;

2° Le phénomène principal n'est pas la pigmentation, mais l'atrophie des éléments sensoriels qui débute par les couches rétinienne externes ;

3° Cette atrophie des éléments de perception se prononce en premier lieu dans la région moyenne de la rétine et s'y localise en une zone circulaire qui épargne pendant un temps plus ou moins long l'extrême périphérie et le voisinage du pôle postérieur ;

4° Cette localisation primitive des altérations dans la rétine cadre avec la présence du scotome zonulaire dans les cas de rétinite pigmentaire en voie d'évolution ;

5° La dégénérescence rétinienne peut avoir son maximum dans une zone circulaire alors même que le scotome dans le champ visuel n'a pas encore ou n'a plus la forme d'un anneau parfait.

En ce qui concerne ses causes :

1° La cause immédiate de la dégénérescence des couches rétinienne externes réside dans une atrophie très lente de la chorio-capillaire ;

2° La raison de cette localisation de l'atrophie chorio-capillaire dans la zone moyenne tient vraisemblablement au mode de distribution des artères de la choroïde, la région moyenne étant irriguée par leurs ramifications terminales ;

3° Une sclérose des vaisseaux propres de la rétine accompagne la sclérose des vaisseaux de la choroïde et appartient probablement au même processus ;

4° Cette sclérose des vaisseaux rétinien peut avoir pour effet l'atrophie graduelle des couches internes de la rétine, mais elle ne

saurait être la cause directe de la dégénérescence des couches externes ni de la pigmentation.

En ce qui concerne ses conséquences :

1° L'hyperplasie du tissu du soutien n'est pas la cause de l'atrophie des éléments sensoriels de la rétine, et si on constate cette hyperplasie dans des cas très avancés, son importance ne peut être que secondaire ;

2° La pigmentation rétinienne est consécutive à la dégénérescence des couches externes ;

3° Le pigment provient de l'épithélium pigmentaire, les cellules épithéliales constituent le principal agent de son transport dans la rétine par les espaces péri-vasculaires et les lacunes résultant de l'atrophie rétinienne, mais ces cellules épithéliales sont capables de se frayer une voie indépendante jusque dans le corps vitré, grâce aux mouvements actifs dont elles sont douées. »

En ce qui concerne sa nature GONIN conclut :

« L'ensemble des altérations histologiques qui constituent la rétinite pigmentaire congénitale sont de nature dégénérative bien plutôt qu'inflammatoire et paraissent attribuables à un trouble de nutrition sous l'influence de la sclérose progressive des vaisseaux nourriciers de l'œil.

On peut ajouter à ces conclusions une remarque. Quel que soit le mode d'organisation des lésions du premier neurone visuel, celles-ci sont doubles, portent aussi bien sur les cônes que sur les bâtonnets, et l'anatomie pathologique est impuissante à trancher les débats des physiologistes ; toutefois, il est intéressant de vérifier par l'anatomie pathologique que, ainsi que l'avait fait observer LEBER, la dégénérescence des cellules visuelles est la lésion qui se constitue la dernière. Dès lors que l'on peut constater le rétrécissement du champ visuel et l'héspanopie avant que les lésions de dégénérescence soient caractérisées à l'ophtalmoscope, c'est sans doute que la moindre altération de l'épithélium pigmentaire suffit à créer un trouble de l'adaptation. »

CHAPITRE VI

LA THÉORIE DUALISTE ET LE COMPORTEMENT

1. — Les théories de Schultze et de Walls et leur critique.

Nous avons vu que les observations de SCHULTZE, qui datent de 1866, sont à l'origine de la théorie dualiste. Les conclusions que SCHULTZE a cru pouvoir en tirer sont à l'heure actuelle très généralement adoptées.

En quoi consistent ces observations ?

Etudiant la rétine de quelques Vertébrés, SCHULTZE constate que celle de certains nocturnes (Hibous, Chauves-souris, Hérissons, Geckos) ne comprend qu'une seule sorte de cellules visuelles, les bâtonnets, ou une prédominance, très marquée, des bâtonnets sur les cônes. Inversement, la rétine de quelques diurnes (Oiseaux, Caméléons et divers Lézards) ne posséderait, exclusivement ou presque, que des cônes.

Tout récemment, WALLS, partisan convaincu de la théorie dualiste, reprend les idées de SCHULTZE. Il leur accorde une importance et leur donne une ampleur vraiment inattendues, dans son mémoire sur la rétine des Reptiles. Son étude porte sur la rétine de certains serpents américains (*Xenopeltis*, *Hypsiglena*, *Tarbophis*, *Farancia*, *Leptodira*, *Vipera*, *Causus*), des Lézards (*Anguis fragilis*, *Heloderma*, *Xanthusia*, *Coleonys*, *Sphenodon*), des Tortues (*Chelydra* et *Chrysemis*) et des Crocodiles.

De l'étude de ces rétines, complétée par quelques indications sur le comportement des animaux, WALLS tire une conception qui dérive de la théorie dualiste et la confirme. Sa conception consiste à imaginer des processus d'évolution de la forme et de la physiologie des cellules visuelles, et sur ces hypothèses arbitraires, il construit sa *théorie de la transmutation*.

En voici l'essentiel. Suivant WALLS les ancêtres des Reptiles

étaient tous diurnes : ils possédaient uniquement des cellules à cônes, des gouttes huileuses colorées en jaune, une pupille circulaire. Ils auraient donc possédé tous les caractères que la théorie dualiste attribue à l'œil de vision diurne.

Les Reptiles nocturnes actuels, changeant leur mode d'activité, auraient modifié la forme de leurs cellules visuelles : les cônes seraient devenus bâtonnets, les gouttes huileuses auraient d'abord perdu leur pigment, puis auraient disparu, la pupille circulaire serait, en même temps, devenue une fente verticale.

Lorsque des Reptiles actuels, à activité diurne, présentent un ensemble de caractères anatomiques qui les rattache à des espèces nocturnes, il faut admettre pour eux, selon WALLS, une double transmutation de la rétine : les ancêtres les plus éloignés étaient diurnes, leurs descendants, devenus nocturnes, auraient modifié leur œil ainsi que l'exige la théorie dualiste (1^{re} transmutation) ; et à leur tour, les descendants de ces nocturnes, devenus diurnes, auraient à nouveau modifié leurs cellules visuelles (2^e transmutation). Les espèces crépusculaires ou fousseuses présenteraient des rétines intermédiaires entre celles des diurnes et celles des nocturnes.

Quelques exemples, fournis par WALLS, méritent d'être rapportés. WALLS s'étend sur les cas d'*Hypsiglena ochorhynchus* et de *Phyllorhynchus acurtatus* qui lui paraissent très caractéristiques. Ce sont deux serpents nocturnes dont les yeux sont très comparables à tous égards : ils ont des pupilles en fente, un cristallin incolore et des bâtonnets, exclusivement. Ceux-ci seraient de trois sortes, se distinguant par les dimensions relatives de leurs différentes parties.

Ces espèces auraient, d'après WALLS, des ancêtres diurnes qui ne possédaient que des cônes, mais de trois types. *Hypsiglena* et *Phyllorhynchus* seraient devenus nocturnes secondairement et les trois types de leurs bâtonnets proviendraient de la transmutation des trois types de cônes.

Le cas des Geckos demande à WALLS un grand effort d'imagination. Les Geckos, dit-il, sont très intéressants au point de vue de la transmutation. La plupart sont nocturnes, avec une paupière en fente et des rétines à bâtonnets simples ou doubles ; ils ont du pourpre, mais pas de gouttes huileuses colorées. Ils dériveraient d'ancêtres diurnes pourvus de cellules visuelles à cônes ; le segment

externe de ces cellules se serait allongé et épaissi, les gouttes huileuses auraient disparu et le pourpre aurait alors commencé à se former ; il remplacerait les gouttes huileuses dans le fonctionnement de la rétine.

Cependant, il existe quelques Geckos diurnes, *Phelsuma* et *Lygodactylus* ; ils présentent pour WALLS un bien plus grand intérêt : leurs cellules visuelles auraient subi deux transmutations successives. Aucun de ces genres, dit-il, n'est primitif. Ils ont probablement gardé le pourpre et réduit le segment externe des cellules visuelles de leur ancêtre immédiat nocturne ; — ils ont ainsi acquis une ressemblance avec les types les plus primitifs. De plus, comme chez les Serpents, un cristallin jaune aurait remplacé les gouttes huileuses colorées. Il est seulement regrettable que WALLS n'appuie pas ses conclusions sur une description anatomique précise accompagnée de dessins, et qu'il ne montre pas exactement en quoi les cellules visuelles de *Phelsuma* et de *Lygodactylus* diffèrent de celles des autres Geckos.

Enfin, pour les espèces fouisseuses ou crépusculaires à comportement intermédiaire entre celui d'espèces franchement diurnes et d'espèces franchement nocturnes, WALLS admet l'existence de formes intermédiaires entre le type cône et le type bâtonnet. *Arizona elegans* et *Phinocheilus Lecontei* en seraient les meilleurs exemples ; la forme du segment externe est intermédiaire entre celle d'un cône et celle d'un bâtonnet. Le pourpre fait défaut, mais tout écran coloré, cristallin jaune et gouttes huileuses font également défaut.

Le cas de l'*Heloderma suspectum* a cependant retenu l'attention de WALLS. Il contredit, en effet, entièrement, la théorie de la transmutation. L'Héloderme est une espèce nocturne qui possède une rétine à cônes, tout comme un Léopard diurne, des gouttes huileuses incolores. Ce paradoxe n'est qu'apparent, dit WALLS, et s'explique facilement. Il « indicates a need for attention to the properties of the retina as a whole-especially of the retina as a whole-especially in simplex cases — as well as to the capacities of the visual cells themselves ». Et, avec une certaine désinvolture, l'auteur tourne la difficulté, expliquant comment le cas de l'Héloderme est conforme à sa théorie : les cellules visuelles de cette espèce seraient devenues assez sensibles à la lumière pour dépigmenter les gouttes d'huile, mais pas assez pour supprimer la pupille ronde. Ce cas rentrerait

donc dans la catégorie des cas intermédiaires précédemment énumérés. L'Héloderme devrait être considéré comme une forme qui a gagné la sensibilité rétinienne nécessaire à son activité. Il n'y aurait pas eu besoin d'un remaniement profond des cellules visuelles, car les habitudes de l'animal s'accommoderaient d'une faible acuité.

Telle est la théorie, telles sont les hypothèses que WALLS imagine pour mettre en accord la théorie de SCHULTZE avec les faits.

Que valent ces hypothèses et ces théories?

Ce qui frappe, dès l'abord, à la lecture de l'exposé des recherches de SCHULTZE, c'est la pauvreté de la documentation. Non seulement SCHULTZE ne fait état que d'un petit nombre de faits, mais encore ces faits appartiennent à des cas particuliers, ceux-là même qui soutiennent le mieux sa théorie. Et ce qui est non moins frappant, c'est que les successeurs de SCHULTZE n'aient pas songé à élargir cette documentation insuffisante.

Une recherche plus étendue, s'adressant à des types d'yeux très divers et à des animaux de comportement très varié, conduirait-elle à la même conclusion? c'est ce que nous verrons ultérieurement.

Quant à la théorie de WALLS, elle appelle des critiques bien plus sévères. :

Sur quoi repose cette affirmation que les ancêtres des Reptiles actuels étaient diurnes? Tous documents, à cet égard, font évidemment défaut. De quel droit avancer que leur rétine ne possédait que des cônes avec gouttes huileuses, que leur cristallin était jaune et leur pupille ronde? Ces affirmations montrent simplement à quelles erreurs étranges conduisent des idées préconçues.

La théorie de la transmutation ne reposant, au point de départ, que sur des hypothèses sans fondement, tout le reste s'ensuit.

D'ailleurs, ce ne sont encore que des hypothèses gratuites. WALLS admet une transmutation, mais elle est purement imaginaire. Là, où une étude d'anatomie très poussée eut été nécessaire, on ne trouve aucun fait. J'ai, particulièrement, souligné cette lacune dans le cas de Geckos. WALLS affirme, *a priori*, et ne fournit aucune preuve.

Et même, lorsque, dans d'autres cas, il décrit et figure des cellules visuelles, descriptions et dessins manquent de netteté.

Par exemple, les cônes « simple et double » d'*Arizona elegans* (espèce crépusculaire) qu'il décrit et reproduit sont très compara-

bles à ceux des « bâtonnets » de *Hypsiglena ochorhynchus* qu'il prend pour type des espèces nocturnes. En revanche, les « cônes de *Lampropeltis* » (espèce également crépusculaire) diffèrent beaucoup de ceux d'*Arizona*. Les « bâtonnets » de *Xanthusia* (espèce nocturne) sont très comparables aux « cônes » de *Chelydra serpentina* (espèce diurne).

De ces comparaisons, ressort que WALLS considère les cellules visuelles comme des cônes ou des bâtonnets, au gré des nécessités de sa théorie de la transmutation. Celle-ci du reste établit en principe que les ancêtres des Reptiles étaient diurnes, et comme tels, possédaient des cônes ; elle considère donc comme acquis ce qu'il fallait, avant tout, démontrer ; et toutes les prétendues transmutations invoquées par la suite ne sont que des faits imaginés pour soutenir une hypothèse sans fondement.

La conception de WALLS n'apporte donc rien à l'appui de la théorie de SCHULTZE ; seule une étude comparative peut permettre d'en apprécier la valeur.

1° *Rétines des animaux actifs en lumière diffuse* (notamment nocturnes, crépusculaires et fousisseurs).

Certaines de ces rétines paraissent confirmer les vues de SCHULTZE. Les Poissons de grandes profondeurs, par exemple, ne possèdent que des bâtonnets, longs et minces. Des Chouettes, telles les Effraies, présentent une prédominance très marquée des bâtonnets sur les cônes. Ces bâtonnets, dont la forme rappelle ceux des Poissons de grandes profondeurs, forment d'importants faisceaux de 10 à 12 éléments, alternant avec un seul cône. Les Chauves-souris, nocturnes, sont aussi exclusivement pourvues de bâtonnets bien typiques ; de même en est-il des Loirs et de divers Rongeurs (les Rats et les Souris, notamment). De même les Raies et les Torpilles.

Mais, à côté de ces espèces, d'autres existent, également actives en milieux obscurs et dont la rétine est toute différente.

Parmi les Sélaciens, le Myliobate (*Myliobatis aquila*) est une espèce de fond qui vit, en grande partie, enfouie dans le sable ; or, sa rétine présente de nombreux cônes volumineux, qui alternent avec des faisceaux de quelques bâtonnets, longs et minces. En revanche les Sélaciens de surface, Acanthias, Emissole, qui nagent souvent le museau hors de l'eau ne possèdent, eux aussi, que des bâtonnets

très longs. Les Scylliums fréquentent aussi les eaux superficielles et ont une rétine identique à celle des Acanthias.

Il est aisé d'observer, en aquarium, les réactions de ces animaux à la lumière. L'éclairement brusque d'un bac renfermant des Scylliums et des Raies (à l'aide de lampes électriques de 50 à 200 bougies maintenues à quelques centimètres de la surface, ou des parois si celles-ci sont transparentes) détermine une reprise immédiate de l'activité des animaux qui étaient, auparavant, dans une immobilité presque absolue. Cette activité se traduit par une série de déplacements qui amènent les animaux dans la région la plus éclairée du bac. Raies et Scylliums gagnent les couches supérieures du bac, jusqu'à sortir de l'eau l'extrémité de leur museau. Si, au contraire, on opère avec un bac en verre transparent sur toutes ses faces et que la lumière arrive par le fond, les animaux collent leur tête sur ce fond, dans la partie la plus éclairée. Le déplacement de la lampe entraîne le déplacement des animaux dans le même sens; ils se comportent exactement comme s'ils suivaient cette lumière.

Les Poissons à fovea, Lophobranches, Blennies, Pholis, Serrans, Girelles, vivent dans les Algues ou sur des fonds sableux, de profondeur assez grande parfois; il est fréquent de pêcher des Serrans à 50 ou 60 mètres de profondeur. Dans l'ensemble, ces espèces à fovea vivent en lumière très diffuse, et ce sont, parmi tous les Téléostéens, ceux dont la rétine est la plus riche en cônes. Leur fovea, peu profonde, mais assez étendue, ne renferme que des cônes, et, dans les régions périfovéales, de volumineux cônes, simples ou doubles, alternent avec des faisceaux de 2, 3 ou 4 bâtonnets très minces.

Les Pleuronectes (*Soles*, *Plie*, *Turbot*) qui vivent également sur le fond, à demi enfouis dans le sable, comme des Raies ou des Torpilles, sont aussi largement pourvus de cônes.

Les Vipères présentent, comme on l'a vu, des cellules visuelles bien spéciales, une alternance régulière de deux sortes de cônes, les uns, petits, à gouttes huileuses, les autres, longs, sans gouttes huileuses. Or, les Vipères sont crépusculaires ou nocturnes. En présence de cette structure de rétine, les partisans de la théorie dualiste n'ont pas hésité à affirmer que les grands cônes étaient des bâtonnets, sans en donner les raisons. En cela, ils adoptent le mode de raisonnement de WALLS.

Les Lézards fouisseurs (les *Trogonophis*) possèdent des cônes, comme les Lézards diurnes.

Parmi les Mammifères, diverses espèces obscuricoles, telles que les Taupes et les Musaraignes, présentent des cellules visuelles qui, à bien des égards, sont des cônes. La plupart des carnivores sauvages sont surtout actifs la nuit et leur rétine est abondamment pourvue de cônes.

2° Les rétines des animaux actifs en lumière intense.

Parmi les Sélaciens, deux groupes sont à considérer, les uns (*Acanthias*, Emissoles) fréquentent les eaux superficielles, les autres, immobiles sur le fond, se tiennent, le plus souvent, enfouis dans le sable (Torpilles et Raies). D'autres, enfin, pélagiques, fréquentent des eaux un peu moins superficielles que les *Acanthias* et les Emissoles. Or, toutes ces espèces possèdent des rétines à bâtonnets, uniquement. Le seul Sélacien pourvu de cônes, le *Myliobate*, est, comme nous l'avons vu, une espèce de fond.

Les *Scylliums* sont actifs en lumière intense, ils paraissent même attirés par la lumière.

La rétine des Téléostéens de surface, Salmonides et nombreux Cyprins, par exemple, renferme de nombreux bâtonnets, longs et minces, groupés en faisceaux importants de 10 à 12 éléments, chaque faisceau alternant avec un seul cône. Les rétines de ces espèces sont plus riches en bâtonnets que celles des Téléostéens qui vivent, au contraire, en lumière diffuse.

Parmi les Cyprins, la Tanche peut être considérée comme une espèce de fond, par opposition avec les Rotengle, Chevesne, Ablette, qui fréquentent les eaux les plus superficielles ; or, la structure des rétines est la même pour toutes ces espèces.

Chez les Oiseaux diurnes, certaines cellules visuelles, par leur segment externe volumineux et cylindrique, font penser à des bâtonnets. De nombreux auteurs les considèrent comme telles, bien que, par d'autres parties, ces cellules ressemblent aux cônes.

Les rétines de la plupart des Couleuvres ne renferment que des cônes ; mais, les rétines de certaines d'entre elles renferment des bâtonnets nombreux et bien développés ; telle est la rétine d'*Hypsirhina enhydridis*.

Les Ruminants, en général actifs le jour, ont une rétine dont la

richesse en bâtonnets, longs et minces, rappelle les rétines de certains Téléostéens.

A côté de ces animaux dont la rétine ne comprend que des bâtonnets, ou du moins une majorité de bâtonnets bien que leur activité soit nettement diurne, existent des formes également diurnes, mais dont la rétine est toute différente. Tel est le cas des Lézards qui, sauf les Geckos, ne possèdent que des cônes. Tel est aussi le cas de nombreuses Couleuvres et Oiseaux diurnes.

Là, évidemment, comme dans le cas des rétines de nocturnes qui n'ont que des bâtonnets, la théorie de SCHULTZE paraît en accord avec les faits.

Il existe aussi des formes actives le jour et la nuit selon que prédomine telle ou telle condition du milieu extérieur. Les Grenouilles, par exemple, selon que la température du milieu est supérieure ou inférieure à 20°, sont lucicoles ou lucifuges. Leur rétine comporte une prédominance très marquée des bâtonnets sur les cônes.

Les Geckos sont actifs la nuit sous un éclairage intense, aussi bien que le jour, en pleine lumière solaire ; or, leur rétine ne comprend que des bâtonnets.

De même, les Loirs continuent leurs évolutions nocturnes lorsqu'on projette sur eux une forte lumière électrique, 100 bougies par exemple. Les Souris et les Rats, obscuricoles, sont parfois actifs en plein jour. Or, les Rongeurs, comme nous l'avons vu, ont exclusivement ou presque des rétines à bâtonnets.

Quant aux crépusculaires ou fousseurs, ils ont, soit des cônes, soit des bâtonnets, mais non obligatoirement des formes intermédiaires, comme le prétend WALLS.

2. — Pigment mélanique et habitat.

Ovrio résume les conclusions des nombreux auteurs dont il a analysé les travaux dans son volumineux ouvrage sur l'anatomie et la physiologie de l'œil dans la série animale.

Si le pigment joue vraiment ce rôle protecteur, et si son action est prépondérante dans la physiologie de la vision, la mélanine doit être d'autant plus abondante que les milieux où vivent les animaux sont plus éclairés ; — c'est, du reste, ce qu'exprime Ovrio, en ce qui concerne les Poissons.

De plus, selon la théorie dualiste, une relation doit exister entre l'abondance de la mélanine et la richesse en cellule à bâtonnets. Nous avons vu ce qu'il convient de penser d'une telle relation. Les rapports de la mélanine et de l'éclairement de l'habitat sont-ils plus étroits ?

Remarquons, tout d'abord, que les affirmations d'Ovio, quant à la position de la mélanine le long des franges de l'épithélium pigmentaire en fonction de la profondeur à laquelle se trouve l'animal, ne reposent sur aucune observation précise ; nul n'a jamais fixé de rétine à des profondeurs variées. Certes, ces fixations peuvent être faites après exposition des animaux à des lumières d'intensité variées, et de telle sorte que chaque degré d'intensité corresponde à une profondeur donnée. Or, suivant toute probabilité, de tels essais n'auraient pas confirmé cette conception d'Ovio. J'ai précédemment exposé, en effet, sous quelles influences et dans quelles conditions se fait l'extension ou la rétraction du pigment, la rapidité avec laquelle elles s'effectuent et les intensités de lumière nécessaires pour les déterminer. Les faits observés permettent d'affirmer qu'un déplacement vertical de quelques mètres ne se traduit pas par des différences de répartition très appréciables du pigment de l'œil du Poisson.

A ces constatations, qu'une expérimentation très simple permet de faire, s'ajoute celle que fournit l'étude comparée de l'épithélium pigmentaire d'animaux vivant dans des zones diversement éclairées.

C'est ainsi que le pigment est remarquablement abondant dans les rétines de Téléostéens des grandes profondeurs marines. Je l'ai observé chez *Idiacanthus ferox* qui peut vivre à des milliers de mètres de profondeur, où ne brille d'autre lumière, dit-on, que celle des organes lumineux des divers animaux. Cette lumière, assez faible par elle-même, est encore atténuée par la masse d'eau qui entoure chaque organe. Par suite, les animaux vivent, sinon à l'obscurité complète, du moins en lumière très diffuse.

Les Téléostéens de nos rivières et de nos côtes sont moins riches en mélanine rétinienne que les espèces des grands fonds, bien que leur rétine soit encore plus pigmentée que la rétine de l'ensemble des autres Vertébrés. Parmi ces Téléostéens, il convient d'opposer les espèces de surface, telles que certains Cyprins (*Leuciscus Cyprinus*, *Scardinius*, *Alburnus*), les Salmonides (au moins dans

la plus grande partie de leur existence), les Epinoches, aux espèces qui habitent les « herbiers » où la lumière, atténuée par un écran de quelques mètres d'eau et par un rideau plus ou moins continu et plus ou moins épais d'Algues et autres plantes aquatiques, est plus diffuse qu'en surface. Parmi ces espèces, citons entre autres les Lophobranches, les Blennies, quelques Serrans, les Girelles, au moins à certaines périodes de leur vie. D'autres, enfin, vivent sur les fonds vaseux ou sableux, souvent à demi enfouis ; Tanches, Silures, Pleuronectes, etc.

Existe-t-il des différences marquées dans la pigmentation rétinienne de ces différents groupes d'animaux ? S'il en existe, elles ne portent que sur quelques cas, mais n'ont aucun caractère général.

J'ai décrit, il y a quelques années, les épithélium pigmentaires de ces diverses espèces, je n'y reviendrai donc pas ici, me bornant à souligner toute absence de rapport de l'ordre de celui que les affirmations des auteurs (Ovrio tout spécialement) laissaient supposer.

Le cas des Sélaciens est aussi très démonstratif. Je rappelle que le pigment fait défaut dans les parties de la rétine les plus exposées à la lumière et que le pigment apparaît seulement dans les régions voisines de l'Ora serrata, qui ne jouent qu'un rôle très secondaire dans la vision. Pareille disposition existe chez tous les Sélaciens : qu'il s'agisse d'espèces de surface (*Acanthias*, *Mustelus*), d'espèces de fond (Raies, Torpilles) ou d'espèces à habitat intermédiaire, telles les *Scylliums*.

Le pigment est aussi abondant chez les Batraciens dont les rétines, à cet égard, se rapprochent de celles des Poissons osseux. Mais il y a, dans ce groupe, une uniformité de richesse en mélanine que ne présente pas, au même degré, l'ensemble des Poissons. Les rétines des Crapauds, Grenouilles et Tritons sont, en effet, très comparables, qu'il s'agisse d'espèces qui, sous des influences hygrométriques ou thermiques ⁽¹⁾, peuvent être actives le jour, comme les Crapauds, qui voient en plein soleil, comme les Gre-

(1) C'est un fait bien connu que les Crapauds sortent, quelle que soit l'heure du jour, dès qu'une averse ou un orage sont venus interrompre une période de sécheresse.

De même, selon la température, les Grenouilles sont lucicoles ou lucifuges — lucicoles au-dessus de 20°, lucifuges au-dessous.

nouilles, ou sont plus nettement obscuricoles, comme les Tritons.

Dans les autres groupes de Vertébrés, le pigment rétinien est beaucoup moins dense, et sa densité ne dépend ni de l'habitat ni du mode d'activité. Vipères et Geckos nocturnes, ou tout au moins crépusculaires, sont très comparables aux Lézards et Couleuvres, strictement diurnes.

De même, Colombins, Gallinacés, Passereaux et Rapaces diurnes ne sont, dans l'ensemble, ni plus ni moins pigmentés que les Rapaces nocturnes. Les différences, assez peu marquées d'ailleurs, que l'on peut observer, paraissent être en relations avec la pigmentation générale du corps. C'est ainsi, que la Tourterelle sauvage, à plumage gris beige, avec une étroite collerette noire, présente une rétine un peu moins chargée en mélanine que le Pigeon. La Corneille des clochers et le Corbeau, *Corvus corone*, ont un épithélium pigmentaire rétinien beaucoup plus riche en mélanine que la majorité des autres oiseaux.

Quant aux rétines des Mammifères, elles sont généralement moins pigmentées que celles des précédents animaux. Et, comme ces derniers, la pigmentation n'a aucun rapport avec l'éclairement de l'habitat.

3. — Les migrations du pigment rétinien et les variations de l'éclairement du milieu.

J'ai montré que les migrations de la mélanine rétinienne atteignent leur maximum d'amplitude chez les Téléostéens et chez les Batraciens, que ces migrations sont insignifiantes ou nulles dans les autres groupes de Vertébrés. Ces faits ne s'accordent pas avec l'hypothèse du rôle protecteur attribué au pigment.

En effet, les espèces aquatiques, étant donné les propriétés physiques de leur milieu, sont les moins sujettes aux grandes variations de l'intensité de l'éclairement ; parmi elles, même, plusieurs effectuent des déplacements verticaux importants. La Truite des lacs, par exemple, peut, au cours d'une même journée, se tenir, soit à des profondeurs de 40 mètres et plus, soit près de la surface ; les Saumons, les Anguilles, selon les diverses phases de leur vie, sont des espèces de surface ou d'eau profonde ; or, l'amplitude des migrations de leur mélanine rétinien n'est pas supérieure à celle de

la mélanine des Pleuronectes, immobiles et à demi ensablés sur le fond. Elle est même inférieure à celle de certains Silures (*Ameiurus nebulosus*, par exemple) qui vivent presque exclusivement dans des fonds vaseux.

Quant aux Batraciens, les possibilités de migration de cette mélanine sont les mêmes, que les individus passent en quelques minutes de l'obscurité à la pleine lumière solaire (Grenouilles, Crapauds) ou se tiennent en milieu ne recevant qu'une lumière diffuse (Tritons).

Il n'est pas moins remarquable que ces migrations atteignent leur maximum précisément chez ces animaux qui, de tous les Vertébrés, sont les moins visuels. L'excitation lumineuse joue, en effet, un rôle secondaire dans le comportement de nombreux Poissons. Très souvent, leurs réactions sont déterminées par des excitations tactiles, gusto-olfactives, thermiques. La suppression des yeux peut, même, chez les Silures où les migrations de la mélanine rétinienne sont les plus marquées, n'entraîner aucun changement appréciable dans le comportement, alors que la section de barbillons est suivie d'un ralentissement très marqué de toute l'activité.

Quant aux Oiseaux qui ont, pour le plus grand nombre, un comportement à dominance nettement visuelle, leur pigment rétinien est à peu près immobile, même chez les espèces, qui, comme les Chouettes effraies, sont actives le jour et la nuit.

Cependant, leur fovea, simple ou double, toujours bien développée, la puissance de leurs muscles accommodateurs font de leurs yeux les organes doués d'une bonne acuité.

Les mêmes indications valent pour les Mammifères supérieurs.

Ces diverses remarques relatives au pigment rétinien s'appliquent aussi aux variations de forme des cellules visuelles sous l'action de la lumière ou de l'obscurité. Ces variations sont marquées presque exclusivement chez les Téléostéens et les Oiseaux diurnes, nulle chez les Sélaciens qui se comportent comme de nombreux Téléostéens, nulle aussi chez les Reptiles diurnes (Lézard, Couleuvre) et les Mammifères actifs-le jour, comparables à ce point de vue aux Oiseaux diurnes.

Ces variations ont-elles quelque rapport avec le développement de la fonction visuelle? Apportent-elles à l'acuité, à la physiologie propre des cellules visuelles, quelques facteurs qui accroissent la sensibilité de ces cellules?

Le cas des Oiseaux diurnes — plus visuels que tous les autres

Vertébrés — pourrait suggérer cette hypothèse. Mais, les mêmes variations s'effectuent, avec plus d'amplitude peut-être, chez les Téléostéens, dont nous avons dit plus haut que la rétine est beaucoup plus simple que celle des Oiseaux et dont les réactions indiquent des possibilités visuelles bien plus faibles. Ainsi les mouvements des cellules visuelles qui, pour bien des auteurs, complètent les mouvements du pigment sont, comme ceux-ci, sans rapport avec l'activité des animaux.

Mais, si l'abondance du pigment est sans rapport avec le comportement, en serait-il différemment de la pupille, dont les mouvements complètent ou remplacent, pour bien des auteurs, le rôle de protection du pigment?

4. — La forme, les mouvements de la pupille et le comportement.

Que les migrations de la mélanine rétinienne compensent ou suppléent à l'insuffisance de la contractilité de la pupille dans la protection de la rétine, l'étude d'un grand nombre de Téléostéens permet de l'admettre.

Chez eux, comme nous l'avons vu, les franges pigmentaires de la rétine sont plus longues que partout ailleurs et les pupilles rondes ou ovales n'effectuent que des mouvements lents, assez peu étendus — comme cela s'observe chez l'Anguille — ou sont immobiles.

Les Pleuronectes possèdent une pupille avec un opercule, plus ou moins denté, qui réduit considérablement l'ouverture pupillaire. Une telle disposition est inattendue chez ces animaux; la pigmentation de leur rétine est très comparable à celle des espèces de surface. De plus, ils se tiennent le plus souvent immobiles, à demi enfouis dans le sable du fond marin. Moins que tout autre Téléostéen, ils subissent des variations d'éclairement et, moins qu'à tout autre, un appareil de réglage de la lumière intra-oculaire paraît utile.

Quant aux Sélaciens, ils présentent, avec des rétines très semblables, des pupilles de formes variées. Dans tous les cas, elles sont rondes ou ovales et toujours contractiles; mais, une fois contractées, elles conservent leur forme chez *Acanthias* et *Mustelus*, par

exemple ; elles se réduisent à une fente horizontale chez les Squalles ; tandis que chez les Scyllium et les Raies, le bord supérieur de la pupille présente un opercule arrondi ou denté qui se rabat sur le bord inférieur et ne laisse à chacune des extrémités de la fente pupillaire qu'une ouverture arrondie qui peut se réduire jusqu'à paraître punctiforme.

De même que chez les Téléostéens, il convient de constater que ce sont les espèces de fond, Raies, Torpilles et les Scyllium, qui possèdent un opercule pupillaire et, par suite, le mode d'occlusion de la pupille le plus complexe et, en apparence, le meilleur. Je dis en apparence, car l'observation de la contraction pupillaire, sous l'influence de lumière d'intensité connue, montre aisément que ces mouvements sont trop lents pour jouer, avec efficacité, le rôle protecteur qu'on leur attribue.

C'est ce que j'ai nettement observé dans l'aquarium du laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer. Trois Roussettes de grande taille (40 à 50 centimètres) sont placées dans un bac en verre. Après une heure d'obscurité, une forte lumière (125 bougies) est placée contre une des faces latérales du bac. L'éclairage subit déclenche immédiatement l'activité des animaux, jusque-là immobiles sur le fond la pupille largement dilatée et arrondie. Cette activité se manifeste par des mouvements de va-et-vient qui, très généralement, ramènent les animaux vers le point le plus éclairé de l'aquarium. Il est aisé de suivre la contraction des pupilles ; progressive et lente, elle n'atteint sa limite qu'au bout de deux minutes seulement ; et l'on constate que le comportement des animaux n'en est pas sensiblement modifié.

Nous avons vu que les rétines des Batraciens sont, avec les rétines des Téléostéens, parmi les plus pigmentées. Chez elles, aussi, les mouvements du pigment sont très nettes. Dans le cas des Téléostéens, l'immobilité, presque totale, de la pupille paraissait en rapport avec ces caractères de la rétine. Mais, chez les Batraciens, le contraire se produit : avec un pigment rétinien abondant et mobile coïncide une pupille capable de se réduire à une fente étroite plus ou moins régulière. Chez *Bombinator igneus*, la fente est plutôt triangulaire, alors qu'à l'état de relâchement, la pupille est un ovale à grand axe horizontal. Chez les Tritons et les Salamandres, les mouvements de la pupille sont plus réduits que ceux de la pupille des Grenouilles et des Crapauds. Objectera-t-on que

les Urodèles se tiennent dans des milieux où les variations de l'éclairement sont minimes en regard de celles que subissent les Anoures à activité diurne, crépusculaire et même nocturne? Ne convient-il pas, dès lors, que leur pupille soit capable de mouvements plus amples? Pour répondre à l'objection, il suffit d'indiquer qu'un mode de fonctionnement pupillaire comparable devrait se retrouver chez les Reptiles et Oiseaux à comportement mixte.

Or, chez les Reptiles, ce mode de fonctionnement existe parfois, mais non dans la majorité des cas. On distingue, chez eux, deux types de pupilles, les unes rondes, les autres ovalaires, à grand axe vertical. Les pupilles rondes se contractent généralement moins que les pupilles ovales. Les premières existent chez les Tortues, les Couleuvres et les Lézards diurnes. La contraction est fort inégale suivant les espèces, tantôt rapide et assez étendue, tantôt lente et à peine marquée. Les pupilles ovales sont celles des Vipères, des Pythons, des Geckos ⁽¹⁾. La contraction est plus rapide et plus étendue. Or, il s'agit là d'animaux parfois nocturnes, mais aussi crépusculaires et quelquefois diurnes. Leur cas se rapproche de celui des Anoures, bien que leurs tendances obscuricoles soient plus prononcées.

Il existe aussi des Oiseaux dits nocturnes mais très actifs le jour telles les Chouettes-effraies. Leur épithélium pigmentaire rétinien est très semblable à celui des diurnes et, d'après A. ROCHON-DUVIGNEAUD qui a tout spécialement étudié cette question, « la pupille se dilate plus, mais ne se contracte pas davantage ». « La défense pupillaire contre la lumière du jour » n'est donc « pas égale à celle du Reptile nocturne ».

Et les mêmes constatations sont possibles chez les Mammifères : des pupilles ovales existent chez les diurnes, le Cheval, les Ruminants, des pupilles rondes chez des Carnassiers nocturnes, des espèces très voisines et de comportement très voisin présentent soit des pupilles rondes, soit des pupilles ovales.

(1) Je n'insisterai pas sur la forme de la pupille du Gecko.

5. — Cornées pigmentées et habitat.

WALLS, qui attribue un rôle au pigment cornéen dans la perception des radiations jaunes et rouges, conclut qu'une telle disposition ne doit exister que chez des espèces aquatiques vivant dans des milieux éclairés.

Une telle conclusion ne s'accorde pas avec les propriétés que WALLS attribue à ces cornées : il leur reconnaît la faculté d'absorber le bleu et le violet du spectre. Or, dans les milieux où suivant lui habiteraient les espèces à cornée pigmentée, ce sont les radiations rouges et jaunes qui dominent. Quelle est, alors, l'utilité d'un filtre pour les autres radiations ?

Mais il y a plus, la cornée jaune existe chez les Ganoïdes (*Amia* et *Acipenser*) et quelques Téléostéens (*Cottus*, *Eupomotis*, *Umbra*, *Cottus*, *Eucalia*, *Aplides*, *Julis*, *Tinca*, *Leuciscus*) ; or, ces espèces vivent avec d'autres espèces dont la cornée est incolore. Au surplus, ces espèces à cornée pigmentée sont fort peu nombreuses, proportionnellement au nombre considérable d'espèces de Poissons ; elles constituent donc un cas très particulier, sur lequel il est impossible d'établir une théorie de la cornée pigmentée, et d'autant plus que celle-ci est inconnue chez les autres Vertébrés, exception faite du mâle de *Cyclura bicellopha*.

6. — Cristallin jaune et habitat.

Ces remarques, relatives à la pigmentation cornéenne, s'appliquent aux cristallins jaunes.

WALLS les attribue également à des espèces diurnes. Nous avons vu que le jaunissement du cristallin est un facteur d'amblyopie crépusculaire. On conçoit mal, alors, l'utilité d'une pareille formation chez des espèces diurnes. Quelles sont d'ailleurs ces espèces ? Ce sont les Lamproies, les Geckos diurnes, les Ecureuils. Or, Lamproies et Ecureuils ne sont pas des animaux actifs en pleine lumière : le milieu dans lequel vivent les Lamproies aquatiques et les Ecureuils arboricoles reçoivent une lumière beaucoup plus diffuse que celui dans lequel vivent Lézards, Couleuvres et Oiseaux diurnes, tous animaux à cristallin incolore.

De plus, les espèces à cornées pigmentées ne constituent qu'une infime minorité relativement au nombre considérable d'espèces de Vertébrés qui possèdent un appareil dioptrique incolore. On ne saurait donc adopter l'opinion de WALLS, et accorder à des filtres colorés une grande importance pour la vision de certaines radiations.

7. — Pourpre rétinien et comportement.

Les solutions du pourpre rétinien absorbent les radiations violettes et une partie des radiations bleues du spectre. On s'attendrait donc à l'existence d'un rapport entre la richesse en pourpre et l'activité crépusculaire ou nocturne, ou, plus exactement, en des milieux où dominent les radiations courtes. L'activité diurne devrait, par suite, être l'apanage des animaux à rétine sans pourpre.

Un certain nombre de faits paraissent s'accorder avec cette prévision. Le pourpre est particulièrement abondant chez les Céphalopodes et les Poissons qui reçoivent, en général, une lumière plus atténuée que les animaux terrestres. Le pourpre, en revanche, manque aux Oiseaux et Reptiles diurnes — du moins les procédés d'extraction du pourpre des Céphalopodes, des Poissons, des Batraciens et des Mammifères, solution dans les sels biliaires, ou solution dans la digitonine, n'ont donné jusqu'ici aucun résultat. Des recherches sont encore à faire dans ce sens : notons, pourtant, que l'existence de pourpre chez les Oiseaux diurnes, bien qu'en faible quantité, a été admise.

Ces constatations militent en faveur du rôle que l'on attribue au pourpre rétinien. Mais, l'analyse, plus poussée, des faits peut conduire à une conclusion différente.

Le cas des Céphalopodes est, à cet égard, des plus intéressants. Leur rétine possède un pourpre abondant, dont les solutions rouge-violet foncé donnent, au spectroscope, la même bande d'absorption dans le bleu et le violet que les solutions de pourpre des Poissons osseux. En outre, ce pourpre paraît exister constamment dans les rétines des Céphalopodes contrairement à la théorie classique suivant laquelle cette substance, détruite par la lumière, n'existerait que dans des yeux d'animaux ayant séjourné à l'obscurité.

J'ai obtenu, dans la bile de bœuf à 3 o/o, des solutions de pour-

pre d'Elédone, de Seiches, de Poulpes qui avait séjourné pendant six heures dans un aquarium de 30 centimètres de profondeur exposé à la pleine lumière d'un jour d'été ensoleillé (¹). Ces solutions avaient la même teinte et donnaient le même spectre d'absorption que les solutions obtenues avec des rétines d'animaux mis à l'obscurité pendant le même temps; des fragments de rétines de dimensions très comparables avaient été immergés dans le même volume de solvant. Or, fait inattendu chez des animaux à rétine aussi riche en pourpre, la lumière brusque et intense déclenche chez eux des réactions motrices positives.

Nous avons fait, à ce sujet, M. le professeur RABAUD et moi-même, des séries d'observations qui seront complétées et publiées ultérieurement, mais dont voici les résultats principaux.

6 Seiches (*Sepia officinalis*) et 8 Elédones (*Eledone moschata*) sont placées dans un aquarium. L'obscurité est faite pendant deux heures. Les animaux sont immobiles ou peu actifs. L'éclairement brusque de l'aquarium, à l'aide d'une lampe électrique de 125 bougies, détermine immédiatement, chez tous les animaux, une vive réaction motrice et la nage dans la direction du point de l'aquarium le plus éclairé. Le déplacement de la lampe entraîne un changement de direction des animaux; ceux-ci, en quelque sorte, suivent la lampe. Les réactions sont d'autant plus rapides et plus nettes que les animaux sont plus jeunes. Les réactions des Seiches sont également plus marquées que celles des Elédones.

Un Poulpe est placé dans un aquarium dont une des parois latérales est un verre transparent. L'obscurité est faite pendant deux heures, puis, une lampe électrique de 125 bougies est appliquée contre la paroi transparente. Immédiatement, le Poulpe, jusqu'alors immobile ou presque, se met dans la direction de la lampe et vient s'appliquer contre la vitre, en face même de la lampe. Le déplacement de celle-ci est suivi du déplacement du Poulpe que l'on peut ainsi faire mouvoir à volonté tout le long de la paroi.

Un fait, très important, est à retenir. Ce phototropisme positif se manifeste sans que l'opercule pupillaire soit complètement obturé. Une large fente en forme de U persiste. On ne peut donc

(¹) Les observations ont été faites à l'aquarium du laboratoire de Banyuls-sur-Mer, en septembre 1934.

invoquer l'action protectrice, pour le Poulpe, de cet opercule pupillaire.

Ces quelques observations seront poursuivies et complétées par l'étude de l'action de lumières d'intensité et de composition variées. Des essais que nous avons déjà faits, nous pouvons retenir que la réaction est d'autant plus nette que l'intensité lumineuse est plus forte. Outre des lumières de 35 à 125 bougies, nous avons utilisé des lumières rouges, bleues et jaunes. Nous préciserons ultérieurement leur action. Nous nous croyons déjà autorisés à dire que l'intensité des radiations a plus d'effet que leur nature même.

Des Scylliums placées dans les mêmes conditions réagissent de manière identique. L'éclairement brusque détermine une réaction motrice et un phototropisme positif très net; 18 individus examinés se sont comportés de manière comparable. Or, nous avons dit précédemment, que le pourpre des Scylliums était bien moins abondant que celui des Céphalopodes.

Nous avons pu également observer le comportement de quatre Raies (*Raja clavata*) et d'une Torpille (*Torpedo marmorata*). Elles présentent toutes un phototropisme positif. Les Raies, lorsque la lampe est placée au-dessus du bac, gagnent la surface et se déplacent, l'extrémité du museau hors de l'eau. Or, la rétine des Raies et Torpilles est, quant au pourpre, comparable à celle des Scylliums.

La lumière détermine également des réactions motrices chez les Téléostéens. Nous avons examiné, par le procédé employé pour les Céphalopodes et les Sélaciens, une trentaine de Labres, dix Pagel (*Pagellus breviceps*), une dizaine de Rascasses (*Scorpaena scrofa*), une vingtaine de Girelles (*Julis giofredi*). Le cas des Girelles est particulièrement intéressant. J'ai déjà indiqué que leur rétine était des plus riches en pourpre, parmi les rétines des diverses espèces de Poissons osseux. Comme chez les Céphalopodes, ce pourpre paraît exister d'une manière constante. J'ai, en effet, pu obtenir du pourpre de Girelle exposée pendant six heures à la pleine lumière du jour, dans un bac à parois transparentes, sur fond blanc et sans aucun objet, gravier ou sable, permettant l'enfouissement.

Ce pourpre, comme celui des Céphalopodes exposés à la lumière, était semblable, quant à la position de la bande d'absorption, au pourpre de la rétine de Girelles mises à l'obscurité pendant le même temps.

Or, sous l'action de l'excitant lumineux, les Girelles réagissent immédiatement et d'une façon très marquée. Selon leur taille, elles progressent vers la lumière ou s'en éloignent. J'ai, à cet égard, fait deux mesures. Le phototropisme positif se manifestait chez sept individus dont la longueur totale était comprise entre 7 et 10 centimètres; cinq autres, mesurant de 14 à 17 centimètres, fuyaient nettement la lumière. La rétine des uns et des autres ne présentait aucune différence quant au pourpre et aux cellules visuelles.

Les Rascasses, dont la rétine est sensiblement moins riche en pourpre que celle des Girelles, sont attirées par la lumière.

Les Mammifères possèdent très généralement du pourpre, moins abondant que celui des Poissons, cependant. Or, nombre d'entre eux sont nettement plus obscuricoles et lucifuges (cas des Rongeurs, des Insectivores, par exemple).

8. — Les boules colorées et le comportement.

Quant aux boules colorées, les auteurs s'accordent à leur reconnaître un rôle dans la perception des couleurs, spécialement du jaune et du rouge. Mais, il est un fait de première importance, qu'il convient avant tout de mettre en évidence, le sens chromatique existe chez des individus dépourvus de boules colorées : l'Homme tout particulièrement, la plupart des Mammifères (on sait, en effet, que les gouttes huileuses n'existent que dans les cellules visuelles de quelques Monotrèmes et de quelques Marsupiaux) ⁽¹⁾.

Les boules colorées en jaune, orangé et rouge n'existent que chez un nombre relativement restreint de Vertébrés, les Oiseaux diurnes et les Tortues. Les Oiseaux nocturnes et les Lézards possèdent des boules jaunes et incolores, de même les Grenouilles et les Crapauds. Or, il ne semble pas que le sens chromatique des Tortues soit supérieur à celui des Lézards et que la perception des radiations de grande longueur d'onde ait, dans le comportement des espèces diurnes, un rôle véritablement important : le ralentissement de l'activité de ces animaux dès le crépuscule a été attribué à une

(1) WALLS a donné récemment une bibliographie importante de cette question.

cécité pour les radiations courtes qui dominent à la tombée de la nuit.

Or, l'étude du déterminisme de l'immobilisation réflexe chez quelques Passereaux et Gallinacés nous a permis récemment, à M. le Professeur RABAUD et à moi-même, de donner une interprétation différente des faits.

Au cours de recherches sur l'immobilisation réflexe, l'un de nous a constaté que l'excitation visuelle pouvait intervenir dans la possibilité ou la durée de l'immobilisation. Il importait de savoir s'il s'agissait de l'étendue des surfaces sensibles ou de la sensibilité propre des éléments.

Chez les Arthropodes, la première de ces deux conditions paraît prépondérante. La question se posait autrement dans le cas des Oiseaux où les dimensions des yeux, rapportées aux dimensions du corps, sont sensiblement égales d'un Oiseau à l'autre. L'opposition du Pigeon (*Bizet*) et de la Tourterelle (*Turtur turtur* L.) est particulièrement démonstrative.

Quand on opère ⁽¹⁾ en pleine lumière solaire ou sous un éclairage comparable suffisamment intense (1.000 lux environ), il est impossible d'immobiliser le Pigeon, alors qu'on immobilise la Tourterelle immédiatement. Pour immobiliser le Pigeon, il faut réduire l'éclairage, par un moyen quelconque, jusqu'à 50 lux environ.

Ce résultat conduisait à examiner, au même point de vue, l'action de lumières de longueur d'ondes déterminée. Les essais ont été faits à l'aide d'une lampe à arc, dont le spectre est comparable à celui de la lumière solaire, et d'écrans colorés ne laissant passer que des rayons de λ connus (bleu, de λ 400 à λ 510 ne laissant pas passer le rouge; vert, de λ 490 à λ 575; jaune, de λ 495 à λ 726; rouge, de λ 608 à λ 726). Dans tous ces cas, l'intensité de l'éclairage reçu par les animaux était de 350 lux. Le Pigeon s'immobilise facilement et longtemps en lumière bleue et verte. Il s'immobilise encore, mais avec peine (il est nécessaire de le maintenir quelques secondes dans le décubitus dorsal) et il reprend très rapidement son activité, sous l'action de la lumière jaune et, plus encore, de la lumière rouge. La Tourterelle, immobilisable en lumière blan-

(1) Dans tous les cas, nous avons pratiqué ou cherché à réaliser l'immobilisation par le procédé employé couramment : décubitus dorsal, légère pression au niveau du sternum.

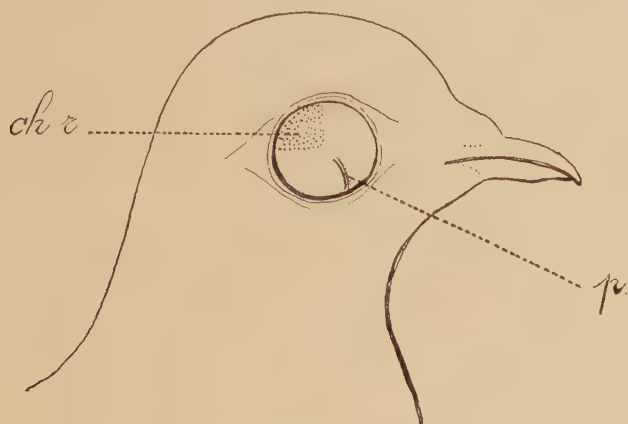


Fig. 57. — Fond œil de Pigeon. Schéma.

Le segment antérieur de l'œil a été enlevé pour permettre de montrer le champ rouge *ch. r.* et le peigne *p.*

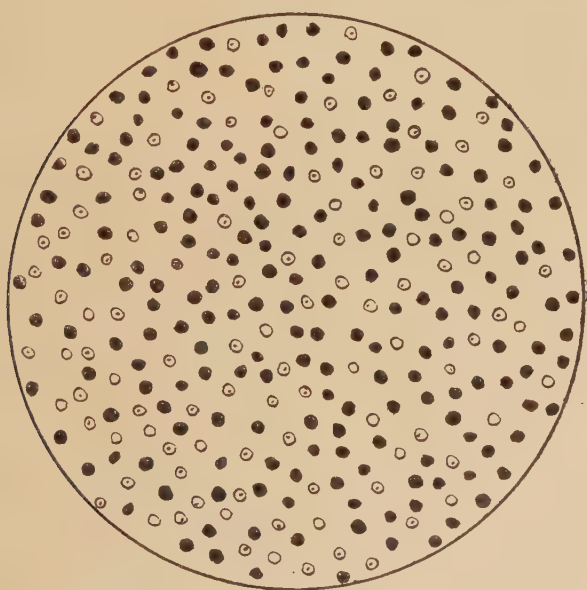


Fig. 58. — Portion de rétine de Pigeon correspondant au champ rouge (étalement de rétine fraîche).

Les disques noirs correspondent aux boules rouges, les disques blancs avec un point central aux boules rouge orangé, les disques blancs aux boules jaunes.

che, s'immobilise mieux encore derrière un écran coloré; à cet égard, le jaune et le rouge paraissent moins actifs que sur le Pigeon.

Ainsi l'excitation lumineuse agit de manière différente suivant l'animal; de plus, le même animal réagit de diverses façons suivant la longueur d'ondes des radiations reçues, pour une même intensité. Chez le Pigeon, la lumière blanche et les radiations de grande longueur d'ondes (le rouge et le jaune) jouent le rôle d'excitant.

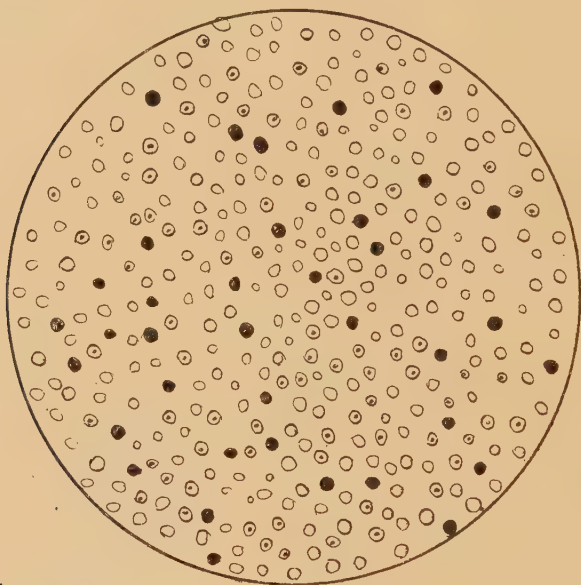


Fig. 59. — Portion de rétine de Pigeon extérieure au champ rouge
(Etalement de rétine fraîche).

Mêmes indications que pour la figure 58.

Chez la Tourterelle, cette excitation, si elle existe, ne produit pas d'effet appréciable.

Si l'on compare maintenant la structure des yeux de ces deux espèces, on constate que la seule différence, qui mérite d'être soulignée ici, réside dans une surabondance de boules rouges chez le Pigeon. Ces boules, logées entre les segments externes et internes des cônes, sont particulièrement abondantes dans le segment supérieur et postérieur de l'œil du Pigeon, à tel point que cette portion de rétine a reçu le nom de « champ rouge » (fig. 57, 58, 59).

Notons que l'acuité visuelle n'intervient pas; la fovea du Pigeon égale celle de la Tourterelle et le rapport

$$\frac{\text{éléments récepteurs}}{\text{éléments conducteurs}}$$

est sensiblement égal chez le Pigeon et la Tourterelle. Notons aussi que les qualités de l'appareil dioptrique n'interviennent pas : le segment antérieur de l'œil (cornée et cristallin), la profondeur du globe oculaire sont comparables chez le Pigeon et la Tourterelle.

Nous reviendrons ultérieurement sur ces particularités, de même que sur diverses autres observations relatives à des Passereaux et à des Gallinacés dont le comportement et la structure des yeux sont intermédiaires entre ceux du Pigeon et de la Tourterelle ⁽¹⁾. Mais, déjà, nous constatons que l'effet excitant de la lumière blanche et de certaines radiations expliquerait le comportement normal de ces Oiseaux. On sait que leur activité se ralentit considérablement dès l'approche du crépuscule, et l'on a attribué ce ralentissement au fait que ces Oiseaux, étant donné la constitution de leur rétine, seraient aveugles en lumière diffuse. Cette interprétation ne tient pas compte de tous les faits. L'obscurité inhibe l'individu tout entier, sans que les possibilités de vision soient forcément modifiées. Il ne s'ensuit pas que les cônes soient uniquement les organes de la vision diurne et des radiations de grande longueur d'ondes, comme l'admet une théorie devenue classique, basée sur le comportement et le mode d'activité diurne ou nocturne.

(1) Il convient de mettre à part le cas des Rapaces nocturnes dont la rétine réagit à la lumière blanche de façon toute spéciale, et que nous étudierons ultérieurement.

CHAPITRE VII

CONCLUSION

De cette étude de nombreuses rétines de Vertébrés que peut-on retenir ?

D'abord, de la comparaison des cellules visuelles des différents individus se dégage une conclusion très nette : il existe une infinité de formes de ces cellules.

Peut-on les rapporter aux deux formes classiques, cônes et bâtonnets, tranchées dans les parties périphériques de la rétine de l'Homme, de quelques Primates et de divers Téléostéens ? Cela est possible dans certains cas, bien peu nombreux en regard de l'ensemble des types de rétine de Vertébrés.

Il existe, le plus souvent, des formes intermédiaires entre les deux types classiques et j'ai, précédemment, montré la diversité de ces formes. On retrouve chez elles toutes les parties du schéma classique des cellules visuelles humaines, mais les proportions relatives de différentes parties de ces cellules sont des plus variables : l'on arrive, ainsi, à des formes qui seraient des bâtonnets par leur segment moyen et des cônes par leur segment externe. L'inverse est non moins fréquent.

Il existe, enfin, des éléments que l'on ne peut rapprocher d'aucun type classique, soit par l'absence ou l'extrême réduction d'une partie constituante des cônes et des bâtonnets humains, soit par la présence d'inclusions d'importance très variable, qui donnent à la cellule une forme très spéciale.

Cette diversité de formes, d'un groupe de Vertébré à un autre, qui se manifeste, parfois, entre les genres d'une même famille, existe, aussi, souvent dans une même rétine. Ce fait, jusqu'ici, n'a point retenu l'attention des histologistes et ophtalmologistes ; il a, cependant, des conséquences fort importantes.

Les deux types classiques de cellules visuelles, établis d'après les travaux de GREEF et de CAJAL, principalement, et adoptés dans

tous les traités d'histologie et de physiologie, correspondent à des éléments des régions périphériques de la rétine humaine. La représentation, même schématique, de ces éléments récepteurs, pris en d'autres points de la rétine, eut été toute différente. A mesure que l'on se rapproche de la macula, les cônes s'allongent et s'aminçissent, prennent peu à peu la forme des bâtonnets, à tel point, qu'au centre et sur les bords immédiats de la fovea, il n'existe qu'une seule sorte d'éléments, identiques aux bâtonnets de la périphérie. Les dessins donnés par CAJAL, et que j'ai reproduits au début de ce mémoire, sont très démonstratifs.

Je n'ai pu étudier de rétines humaines ; mais j'ai examiné de très nombreux yeux pourvus de fovea (des yeux de Lophobranches, de Blennies, de Pholis, de Serrans, de Girelles, de Caméléons, d'Iguane, d'Agames, de divers Passereaux, Colombins et Rapaces).

La rétine extrafovéale des Poissons est, comme j'ai déjà eu l'occasion de le montrer, très comparable à celle des Mammifères supérieurs, quant à la forme des cellules visuelles, tout au moins. Les dessins de CAJAL pourraient être reproduits. Le bouquet d'éléments centraux foveaux rappelle, de très près, les faisceaux de bâtonnets qui, à la périphérie, sont séparés par un seul cône. Mais, depuis la périphérie jusqu'à la dépression fovale, les cônes s'aminçissent et s'allongent progressivement.

Lorsqu'il s'agit de rétines d'Oiseaux ou de Reptiles, il en est différemment. A la périphérie, ces animaux n'ont qu'une seule sorte d'éléments qui, à certains égards (forme du segment externe notamment), se rapprochent des cônes classiques et qui, par la présence d'une ou de deux gouttes huileuses, s'en éloignent, sans qu'aucune de leur partie ne les apparente aux bâtonnets.

Dans ces rétines, on observe, à mesure que l'on se rapproche de la fovea, la réduction en largeur et l'accroissement en hauteur des cellules visuelles. Les gouttes huileuses se réduisent de plus en plus jusqu'à devenir indistinctes. Au fond même de la fovea et sur les bords de la dépression, les éléments récepteurs ont une forme de bâtonnet typique.

Un tel polymorphisme n'existe pas uniquement dans la rétine à fovea, il existe, aussi, — bien que l'amincissement progressif des éléments ne conduise pas toujours à la forme type de bâtonnets — dans toutes les rétines à area, c'est-à-dire dans la presque totalité des rétines de Vertébrés. L'amincissement et l'allongement con-

comitant sont d'autant plus accentués que l'area est plus nette et plus complexe.

Quant aux substances sensibilisantes, ou les substances plus spécialement absorbantes pour des radiations déterminées, comment se répartissent-elles entre ces divers éléments ?

Le pourpre rétinien qui absorbe le bleu et le violet du spectre existe, en présence de pigment mélanique, dans les rétines pourvues de bâtonnets types — fait classique. Mais il existe, aussi, dans des rétines possédant des éléments récepteurs de formes très différentes, chez les Silures, les Batraciens, les Geckos, certaines Chouettes (effraies). Le pourpre et la mélanine de l'épithélium pigmentaire sont en rapport direct ; mais, la forme des cellules visuelles est indépendante de la quantité de pourpre correspondante. Il est à retenir, cependant, que le pourpre n'a pas été trouvé par les méthodes employées, jusqu'à ce jour, dans les rétines à bâtonnets types, dans les rétines où n'existe que des cellules visuelles comparables, à certains égards, à des cônes humains, chez les Reptiles, par exemple, chez les Oiseaux diurnes, aussi.

La raison de cette absence de pourpre n'a pas encore été donnée. Peut-être existe-t-il en quantité si faible qu'il n'a pu encore être mis en évidence.

Des recherches sont à faire dans ce sens. Je les ai commencées et je les poursuis actuellement.

Dès maintenant je tiens déjà à noter que cette absence, ou cette très grande rareté du pourpre, coïncide, parfois, avec des cellules à segment externe aussi long et aussi fin que des bâtonnets typiques qui, dans d'autres rétines, sont chargés de pourpre. Tel est le cas des Agames, des Varans, des Acanthodactyles, parmi les Reptiles.

Il existe, aussi, des rétines sans pourpre, celles des Oiseaux diurnes, notamment, qui possèdent des cellules visuelles dont le segment moyen est celui d'un cône, et le segment externe celui d'un bâtonnet d'Amphibien par exemple, chez lequel le pourpre est abondant.

Les gouttes huileuses, incolores ou colorées, existent dans des cellules qui, parfois, se rapprochent des cônes typiques et, parfois, s'en éloignent considérablement. Le premier cas est celui de divers Reptiles et Oiseaux diurnes où, cependant, on peut déjà trouver des gouttes huileuses surmontées d'un segment externe long et fili-

forme ou long et cylindrique, d'un diamètre à peine inférieur à celui de la goutte huileuse elle-même. Le second cas est celui de certaines Chouettes, les Effraies par exemple, où les gouttes huileuses jaunes sont, comme nous l'avons vu, supportées par des cellules qui sont de véritables bâtonnets. De même, les paraboloïdes des Amphibiens et des Geckos se rapprochent, à bien des égards, des gouttes huileuses et les cellules, dont ils font partie, ne peuvent être comparées à des cônes.

Notons, aussi, que les cônes typiques de la très grande majorité des Mammifères (les Marsupiaux et les Monotrèmes faisant exception) et des Téléostéens sont dépourvus de gouttes huileuses.

Ainsi, pourpre et gouttes huileuses imprègnent des types de cellules très variées et, bien que la question mérite des études complémentaires, on peut déjà affirmer que le pourpre n'est pas dévolu aux seuls bâtonnets et les gouttes huileuses aux seuls cônes typiques.

La variation de forme des cellules visuelles est un des effets de la lumière sur la rétine. Selon le schéma classique, les cônes s'allongent lorsque les bâtonnets se raccourcissent et inversement. Or, j'ai montré que l'effet de la lumière est très différent suivant les divers types de cellules visuelles : les bâtonnets et les cônes des Mammifères supérieurs et des Téléostéens sont très comparables ; la lumière détermine chez les Téléostéens les changements de forme ci-dessus indiqués, mais elle est sans effet nettement appréciable chez les Mammifères.

Les cellules visuelles des Reptiles et des Oiseaux diurnes sont, comme je l'ai indiqué plus haut, de formes souvent fort peu différentes ; les premières réagissent peu ou pas à l'excitation lumineuse, les secondes s'allongent ou se raccourcissent jusqu'à modifier leur hauteur, dans la proportion de 1 à 5. Bien plus, chez les Oiseaux, des cellules à gouttes huileuses, dont le myoïde et le segment moyen font penser à des cônes typiques, se comportent comme des bâtonnets de Téléostéens.

Ainsi, les variations appréciables de la forme des cellules visuelles, sous l'action de la lumière, ne se produisent que chez un petit nombre d'animaux, ces variations sont indépendantes de la forme des segments moyens et externes, elles intéressent le myoïde. Elles ne peuvent permettre de distinguer des types définis de cellules visuelles.

La diversité de forme des cellules visuelles existe chez des individus à habitat et comportement très variés. Les nocturnes, aussi bien que les diurnes, peuvent présenter, soit exclusivement des cônes ou des bâtonnets typiques, soit une rétine mixte où ces deux sortes d'éléments coexistent, en nombre variable pour chaque sorte.

L'existence, plus ou moins exclusive, de cônes chez les diurnes et de bâtonnets chez les nocturnes, n'est pas une règle générale.

Les mêmes animaux peuvent, comme nous l'avons vu, présenter des formes de cellules visuelles différentes des schémas classiques des cônes et des bâtonnets ; et les animaux crépusculaires ou fousisseurs n'ont pas forcément des cellules visuelles intermédiaires entre les cônes et les bâtonnets typiques.

Ces diverses constatations sur la multiplicité de la forme des cellules visuelles, la répartition du pourpre et des gouttes huileuses, l'action de la lumière sur les formes des cellules visuelles, le rapport entre ces diverses formes avec le comportement, ne concordent guère avec la théorie dualiste et toutes ses conséquences.

D'où vient, alors, que cette théorie ait pu naître et se développer ?

D'abord, et je l'ai déjà fait remarquer au début de ce mémoire, elle repose sur un petit nombre de faits que l'on a généralisés, hâtivement, à l'ensemble des Vertébrés, et dont voici les principaux :

Le fait que la rétine périphérique humaine présente deux formes de cellules visuelles et que, d'après SCHULTZE, certains animaux diurnes et certains animaux nocturnes possèdent, exclusivement, l'une ou l'autre sorte de ces cellules. De la présence de cônes chez les diurnes, on a conclu que les cônes humains — et ceux de tous les Vertébrés — étaient les organes de la vision des radiations longues ; inversement, de l'existence de bâtonnets chez les nocturnes, on a déduit que ces cellules étaient uniquement sensibles aux radiations courtes.

Les partisans de la théorie de SCHULTZE, tel que PARINAUD, qui ont contribué à répandre ces hypothèses et à les faire accepter comme des faits, ne se sont point livrés à des études comparatives plus étendues. Ils ont répété, sans la moindre restriction, ni la moindre critique, les arguments de SCHULTZE.

Les auteurs de travaux sur l'œil et la vision, dans les différents groupes de Vertébrés, n'ont point, non plus, formulé de critiques et cela peut, en partie, se concevoir ; la plupart de ces travaux

sont consacrés à une partie du problème de la vision. Suivant que l'auteur est anatomiste ou physiologiste, il donne des renseignements sur la structure, la réfraction, l'accommodation, les propriétés du pourpre. Quant au comportement, il est le plus souvent ignoré, à moins que les auteurs étudient les réactions des animaux à des excitations visuelles variées, sans documentation étendue sur la structure de l'organe et ses possibilités physiologiques. Les travaux d'ensemble n'existent pas ou sont trop limités. Cependant, seule, l'étude du problème de la vision sous tous ses aspects, morphologie des yeux, physiologie et biologie des individus, eut pu donner des indications sur les fonctions de leurs cellules visuelles. C'est ce que je me suis efforcé de faire chez les Poissons et les Reptiles et, dès ce moment, la théorie dualiste m'a paru en défaut.

Cette théorie, séduisante par sa simplicité, a joui d'une telle faveur que l'on a bientôt oublié qu'elle ne reposait que sur des hypothèses et non sur des faits, et l'on s'en est servi pour étayer d'autres hypothèses. Par exemple : le pourpre rétinien absorbe le bleu et le violet du spectre, on admet donc qu'il sensibilise les bâtonnets, organes de la vision crépusculaire ou nocturne. Mais, on tient, alors, pour acquis que les bâtonnets sont les organes de la vision crépusculaire — ce qu'il conviendrait justement de démontrer.

Même raisonnement peut être fait en ce qui concerne les gouttes huileuses, la vision des couleurs et les cônes.

La fovea est considérée comme ne fonctionnant qu'en milieu très éclairé. Voici le principal soutien de cette affirmation : on admet qu'elle ne renferme que des cônes ; on admet, également, que le pourpre existe au niveau des bâtonnets seulement. Comme l'on suppose que le pourpre sensibilise les cellules pour les radiations courtes du spectre, on déduit de toutes ces hypothèses que les cônes fovéaux, dépourvus de pourpre par définition, sont insensibles au bleu et au violet. Or, nous avons vu, précédemment, que les « cônes » fovéaux ressemblent beaucoup à des bâtonnets. Il n'a jamais été démontré que le pourpre faisait défaut au niveau des cônes ; bien au contraire, l'examen direct de fonds d'yeux ou de rétines à fovea, après obscurité, ne nous a pas permis de déceler, quant au pourpre, une différence entre les régions fovéales et extra-fovéales.

Les arguments d'ordre anatomo-pathologique, accumulés pour étayer la théorie dualiste, présentent le même défaut.

Dans la maladie de OGUCHI, hésperanopie congénitale, on attribue les signes cliniques de cette maladie à une altération des bâtonnets, parce que l'on tient pour acquis que les bâtonnets sont les organes de la vision nocturne; mais cette altération des bâtonnets est encore à démontrer.

Inversement, on tend à expliquer l'amblyopie crépusculaire par une altération des cônes; mais ce n'est là encore qu'une hypothèse construite pour étayer une autre hypothèse, celle du rôle des cônes. Cette série d'hypothèses, plus ou moins ingénieuses, ont conduit à cette conclusion vraiment étrange :

« Ces quelques recherches récentes, faites sur l'inspiration des idées de KÆNIG, accréditent la conception de PARINAUD sur le dualisme des cellules visuelles et, si cette conception était erronée, il en reste, qu'au point de vue physiologique, tout se passe, comme si elle était exacte » (LAGRANGE, p. 16). Conclusion vraiment inattendue après le jugement porté quelques pages avant sur l'œuvre de KÆNIG. Après un exposé rapide de ces recherches « je ne puis, dit LAGRANGE (page 13), entrer plus avant dans l'exposé de ces travaux, car il faudrait faire place à des hypothèses ingénieuses et fragiles, qui ne peuvent pas être considérées comme des bases physiologiques sur lesquelles l'étude clinique soit autorisée à prendre appui ».

Que retenir alors de la théorie dualiste? Peut-être, peut-on l'appliquer, par son côté strictement morphologique, à quelques Mammifères et Téléostéens; tout au moins, à la rétine périphérique de ces animaux. Mais, ceux-ci sont en bien petit nombre par rapport à tout l'ensemble des Vertébrés.

Cette dualité morphologique, apparente dans les cas cités plus haut, correspond-elle à une dualité physiologique? ou, en l'absence de dualité de forme, existe-t-il une dualité de fonctions?

Dans ce domaine, presque tout est à faire. L'étude microchimique comparée des cellules visuelles, notamment, pourrait donner des résultats importants.

La comparaison des types très divers de rétines soumises à des excitations lumineuses de qualités bien déterminées serait aussi féconde. A cet égard, le pH de la rétine, après exposition à la lumière ou à l'obscurité, a déjà donné des indications. Les rétines de Sélaciens restent alcalines dans les conditions où les rétines des Téléostéens deviennent acides.

L'étude des courants rétinien est également à envisager.

Des procédés de recherche du pourpre, plus précis que la méthode des dissolutions, pourraient faire connaître l'exacte répartition de cette substance et, peut-être aussi, donner des indications complémentaires sur sa genèse, sa composition et ses propriétés.

Mais, il importe surtout de poursuivre ces recherches concurremment avec des observations sur l'habitat, le comportement, soit dans le milieu normal, soit dans des conditions expérimentales variées. Seules, des observations de cet ordre permettront d'apprécier les possibilités des organes visuels et d'apprécier, aussi, dans quelle mesure leur forme correspond à leur fonction.

Ce sont des recherches de cet ordre que je poursuis actuellement, le présent mémoire étant l'exposé de recherches préliminaires. Chacun de ces chapitres mérite, comme je l'ai indiqué au début, d'être repris et très largement complété. Mais il importait d'exposer dès maintenant ces recherches préliminaires, non seulement parce qu'elles apportent un certain nombre de faits nouveaux, mais aussi parce que la théorie de la dualité prend actuellement une importance de plus en plus grande. Généralisée à tout l'ensemble des Vertébrés, et admise sans discussion, elle conduit à des interprétations non fondées de la physiologie des cellules visuelles ; schématisant à l'extrême le rôle de ces cellules, elle a incité bien des auteurs à dire, *a priori*, que tels animaux sont insensibles aux radiations courtes ou aux radiations longues suivant qu'ils sont pourvus de bâtonnets ou de cônes : n'admet-on pas, *a priori*, que tout animal dépourvu de cônes ou de cellules considérées comme telles est insensible aux couleurs ? Or, l'expérience a montré récemment que les Rats, à rétine composée de cellules à bâtonnets, sont sensibles au vert, comme s'ils possédaient une rétine à cônes typiques.

Et l'on voit toutes les conséquences qu'une telle manière d'apprécier les possibilités sensorielles des animaux, d'après la forme de leurs éléments récepteurs, peut avoir dans des recherches de psychologie comparée. Déduisant, sans contrôle, de la forme à la fonction probable, on est amené à des erreurs, tel l'exemple relatif au sens chromatique des Rongeurs.

Ces erreurs ne sont pas moins grandes quand il s'agit de cas pathologiques. Les divers exemples d'Amblyopie et d'Héspérhanopie, que j'ai cités, le prouvent amplement.

Mais les recherches exposées dans ce mémoire ne font pas seulement apparaître la physiologie des cellules visuelles sous un jour

différent, plus complexe et plus riche en conséquences que ne le permet la théorie dualiste. Elles ne visent pas, seulement, non plus à indiquer les différentes recherches à faire pour augmenter nos connaissances des phénomènes de la vision. Elles conduisent, aussi, à des considérations d'un ordre plus général, touchant la corrélation des diverses parties d'un organe et l'adaptation morphologique de cet organe à sa fonction.

A cet égard, la répartition du pigment rétinien, la forme de la pupille et l'amplitude de ses mouvements, la répartition des cornées et cristallins jaunes, des boules colorées des cellules visuelles, sont particulièrement instructives. Il est, en effet, impossible d'établir un rapport entre ces différents facteurs et l'intensité de l'éclairement de l'habitat, le mode d'activité diurne ou nocturne et l'amplitude des migrations verticales lorsqu'il s'agit d'individus aquatiques. De même qu'aucun rapport rigoureux ou général ne peut être établi entre l'importance réciproque de ces différents facteurs. Ainsi, une rétine pigmentée ne correspond pas forcément à une pupille immobile, comme on l'admet communément.

Cette absence de corrélation n'est pas spéciale aux différentes parties de l'œil que j'ai examinées ici. Je l'ai, maintes fois, constaté en étudiant d'autres aspects du problème de la vision. C'est ainsi que la complexité de la rétine et son pouvoir séparateur n'est point parallèle à la complexité de l'appareil dioptrique et à l'amplitude et à la rapidité des processus d'accommodation. A une rétine à area, et même à fovea, peut correspondre un appareil dioptrique défectueux. Chez les Poissons osseux, par exemple, le cristallin est sphérique et indéformable, et l'accommodation très insuffisante pour compenser les vices de réfraction statique, qu'il s'agisse d'yeux dont la rétine est très simple ou, au contraire, pourvus de fovea. J'ai fait, maintes fois, de telles constatations. Le docteur A. ROCHON-DUVIGNEAUD les a, ultérieurement, approuvées. De même, la position de la fovea est parfois telle qu'elle ne peut participer à la vision binoculaire (cas des Reptiles et de certains Oiseaux). La fovea n'est pas toujours, contrairement à toute attente, l'apanage de rétines d'individus à déplacements rapides et étendus, et d'espèces de proies.

Ainsi, l'œil qui se présente comme un organe d'une complexité extrême, où l'on a voulu voir un perfectionnement, n'est pas toujours adapté morphologiquement à sa fonction et ses différentes parties forment un ensemble dont l'« harmonie » n'est souvent qu'une apparence.

RÉSUMÉ

1° Il existe chez les Vertébrés une infinité de formes de cellules visuelles. Certaines se rapprochent de la forme classique des cellules à cônes, d'autres de la forme des cellules à bâtonnets. Il existe tous les intermédiaires et aussi des formes qui ne se rapprochent d'aucun des deux types classiques.

2° Dans une même rétine pourvue d'une area ou, mieux encore, d'une fovea existe un polymorphisme des cellules visuelles tel que les cônes fovéaux sont identiques aux bâtonnets périphériques.

3° Pourpre et gouttes huileuses coïncident avec des cellules de formes très variées ne concordant pas forcément avec les bâtonnets ou les cônes classiques.

4° Pourpre et gouttes huileuses peuvent coexister dans une même rétine, exister isolément ou manquer.

5° Les variations de formes des cellules visuelles sous l'action de la lumière ne se produisent que dans quelques cas (Poissons, Oiseaux), elles se réalisent chez des types très différents de cellules et elles ne permettent pas d'opposer cônes et bâtonnets.

6° Ces diverses constatations ne s'accordent pas avec la théorie dualiste, d'où :

7° Critique de la thèse dualiste :

a) Elle repose sur un très petit nombre de faits qui ne sont souvent que des hypothèses :

Existence de deux sortes de cellules visuelles dans la rétine humaine périphérique. Existence d'une de ces sortes chez quelques animaux diurnes, et de l'autre sorte chez quelques animaux nocturnes.

b) Elle néglige tous les faits qui s'opposent aux précédents.

c) Les arguments apportés pour l'étayer (rôle du pourpre — des gouttes huileuses — arguments d'ordre pathologique) ne sont souvent que de nouvelles hypothèses.

8° La théorie dualiste a-t-elle quelque valeur au point de vue physiologique ? Dans ce domaine, il convient d'étudier comparative-

ment la microchimie des cellules visuelles du pourpre et des gouttes huileuses après des excitations lumineuses variées et de multiplier les observations relatives aux réactions et au comportement des individus qui ont reçu ces excitations. La physiologie des cellules visuelles et toutes les conséquences quant à la psychologie comparée et la pathologie pourra alors être envisagée sous un jour plus large et plus complexe que ne le permet la théorie dualiste.

9° Les recherches exposées dans ce mémoire conduisent aussi à des vues plus générales sur la corrélation des diverses parties d'un organe et l'adaptation morphologique de cet organe à sa fonction. La répartition du pigment rétinien, la forme de la pupille, l'amplitude de ses mouvements, la répartition des cornées et cristallins jaunes, des gouttes huileuses des cellules visuelles se sont montrées sans rapport avec l'intensité et l'éclairement de l'habitat, le mode d'activité diurne ou nocturne.

Ces faits complètent des observations antérieures sur l'indépendance de la complexité de la rétine et de l'appareil dioptrique, de la position de la fovea et de l'étendue du champ de vision binoculaire.

BIBLIOGRAPHIE

Les nombreuses références énumérées ici ne constituent pas la bibliographie complète de la question. Celle-ci est considérable. Je donne simplement ci-après la liste des principaux travaux en marquant d'un astérisque ceux où l'on pourra trouver un complément de documentation.

* ADAMS (D.). — Reports of the committee upon the physiology of vision. II. Dark adaptation. *Brit. Med. Res. Council Spec. Rep. Series*, n° 127, 1929.

AUBERT. — Physiologie der Netzhaut. Breslau, 1865.

BABUCHIN (A.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte Auges, besonders der Retina. *Wurzb. naturwiss. Zeits.*, vol. V, p. 141-142, 1864.

BACH (LUDWIG). — Experimentelle Untersuchungen über den Verlauf der Pupilland und das Reflexcentrum der Pupille. *Bericht über die 27 Versammlung der Ophthalmol. Ges. zu Heidelberg*, 1898, p. 98 et *Bericht der Physik. med. Gesellsch. zu Wursburg*, 1899, n° 5.

BACH (LUDWIG). — Der Sphinterkern und die Uebertragungsbahn des Lichtreflexes der Pupille in Wierhügel. *Zeitschrift für Augenheilkunde*, 1909, XXII, p. 352.

BACH (LUDWIG). — Die Gefässe der Sehnerven und der Netzhaut beim Pferde. *Arch. für Augenheilkunde*, 1909, LXII, p. 313.

* BAGLIONI (S.). — Zur physiologie der Geruchsinnes und der Tatsinnes der Seetiere. *Centralblatt für Physiol.*, 1928, XXII, p. 719-723 et *Zeitschrift für Biol.*, 1910, LIII, p. 225-286.

BAILEY (F.-W.) and RILEY (G.-F.-G.). — Colour vision and the formation of associations with reference to light of various wavelengths in the Parakeet, *Melopsittacus undulatus*. *Trans. Royal Canad. Inst.*, vol. 18, 1931.

* BAGLIONI (S.). — Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystemus und der Sinnessorgane. *Handbuch der Vergleichenden Physiologie herausgegeben von Hans Winterstein*, 1913. Iena, IV, p. 1-144.

BAJARDI (PIETRO). — Contributo alla istologia comparata dell'wide. *Gazz. med. di Torino*, 1893, n. 14 et *Giorn. della R. Accad. Med. di Torino*, 1900.

BALDUCCI (ENRICO). — Osservazioni et considerazioni sulla pigmentazione dell' iride dell' Athène Chiaradiae Gigl. *Monitore Zoologico Italiano*, 1905, XVI, n° 9, p. 258-272.

BAQUIS (ELIA). — La retina della faina. *Anatomischer Anzeiger*, 1890, n. 13-14.

* BARD (L.). — Du rôle des bâtonnets et des pigments rétinéens dans la perception des formes et des couleurs. *Journal de physiol. et de pathol. gén.*, 1919, XVIII, n. 2, p. 276-294.

BARRET (J. W.). — The distribution of blood wessels in the retinae of Mammals. *Journal de Physiol.*, 1886, VII, p. 280.

BAUER (VICTOR). — Ueber das Farbenunterscheidungsvermögen des Fische. *Pflugers Archiv. d. Gesamm. Physiol.*, 1910, CXXXIII, p. 7.

BAYER (JOS.). — Tierärztliche Augenheilkunde. *Wien. u. Leipzig*, 1906.

BECHTEREW (W.). — Ueber den die Pupille verengenden Nervenfasern und

- über die Lokalisation eines Zentrums für die und Kontraktion der Augenmuskeln. *Archiv. für d. Ges. Physiol.*, 1883, XXXI, p. 60.
- BECHTEREW (W.). — Ueber die Kerne der mit den Augenbewegungen in Beziehung stehenden Nerven, und über die Verbindung derselben untereinander. *Archiv. für Anat. und Physiol.*, 1897 (Anat. Abt.) 5-6, p. 7.
- BEER (THEODOR). — Ueber primitive Sehorgane. *Wiener Klinische Wochenschrift*, 1901, XIV, n. 11, p. 255; n. 12, p. 285; n. 13, p. 314.
- BERANECK (E.). — L'œil primitif des Vertébrés. *Arch. de Sc. physiques et naturelles*, 1890, XXIV.
- BERGER (EMIL). — Beiträge zur Anatomie des Fischauges. *Zool. Anzeiger*, 1883, n. 83.
- BERNHEIMER (STEPHEN). — Ein Beitrag zur Kenntniss der Beziehungen zwischen dem Ganglion ciliare und der Pupillarreaction. *Arch. für Ophthalmol.*, 1897, XLIV, p. 526-538.
- BERT (PAUL). — Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. *Arch. de physiol.*, 1869.
- BERTKAU (PH.). — Die Augen der Spinnen. *Arch. für mikrosk. Anat.*, 1886, XXVII, p. 589-631.
- BEUCHELT (H.). — Die Abhängigkeit der photoelektrischen Reaktion des Frosches von den ableitenden Medien. *Zeitschrift für Biol.*, 1921, LXXIII, 8-9, p. 205-230.
- BIERVLIET (VAN) et ROOY (J. VAN). — De l'ophtalmoscopie chez le cheval. *Annales de méd. vétérinaire de Bruxelles*, 1862, janvier.
- BINGHAM (HAROLD C.). — Visual perception of the chick. *Behavior monogr.*, 1922, 4, n. 4, p. 1-104.
- BLONDLOT (R.). — Sur le renforcement qu'éprouve l'action exercée sur l'œil par un faisceau de lumière lorsque ce faisceau est accompagné de rayons N. *C. R. Ac. Sc.*, 1903, 137, 21, p. 831.
- BOHN (GEORGES). — Théorie biologique de la vision. *C. R. Ac. Sc.*, 1902, 134, 3, p. 184.
- BOHN (GEORGES). — Actions tropiques de la lumière. *C. R. Soc. biol. de Paris*, 1903, 55, p. 1440.
- * BOLL (FRANCESCO). — Sull' anatomia et fisiologia della retina. *Atti della R. Ac. dei Lincei*, 1876-1877, I, sez. 2, p. 371.
- BONNET (CHARLES). — Esperienze sui cangiamenti che la luce produce ne' colori de' vari corpi. *Opuscoli scelti sulle scienze e sulle arti*, 1779, II, p. 336-342, Milano.
- BRAUER. — Die Tiefseefische. *Ergebn. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer Valdivia*, 1908 (Anatom. Teil), XV, p. 266.
- BROWN-SÉQUARD. — Recherches expérimentales sur l'action de la lumière et sur celle d'un changement de température sur l'iris. *C. R. Sc. Ac. de Paris*, 1847, XXV, 14, p. 482.
- BUYTENDIJK (F.-J.-J.) et REVESY (G.). — L'importance spéciale ou sens de la vue dans les phénomènes de reconnaissance chez les singes inférieurs. *Arch. néerland. de physiol.*, 1923, VIII, 1, p. 14.
- BUXTON (B.-H.). — The origin of the Vertebrate Eye. *Archiv. für vergleichende ophtal. II Jahrg.*, 1912, IV, H. n. 8.
- BUTSCHLI (OTTO). — Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1921, Berlin, J. Springer.
- BUMKE (O.) und TRENDELENBURG (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Pupillarreflexbahnen. *Klinische Monatsblätter*, 1911, 44, 11, p. 145-150.

- BUXTON (B.-H.). — The origin of the Vertebrate eye. *Archiv. für vergleichende Ophthal.* II Jahrg., 1912, IV, H. n. 8.
- * CAPRINACA (S.). — Studi chimico fisiologici sulle materie coloranti della retina. *Atti della R. Acc. dei Lincei*, 1876, ser. III, p. 643.
- * CARRIÈRE (J.). — Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt, 1885, *München*.
- CASTELLI (ENRICO). — Una nuova interpretazione del meccanismo della visione. *Atti dell' Ateneo di Bergamo*, 1912.
- CAVAZZANI (ALBERTO). — Azione della cocaina sulla retina e sul nervo ottico. *La terapia moderna*, 1892, n. 11.
- * CHARPENTIER (AUGUSTIN). — La lumière et les couleurs. Paris, Baillière, 1888.
- * CHIARINI (PIETRO). — Cambiamenti morfologici si verificano nella retina dei vertebrati per l'azione della luce e dell' oscurità. *Boll. della R. Acc. Med. di Roma*, 1904. Partie I, 30-3. Partie II, 32-3, 1906.
- CHIARUGI (G.) et LIVINI (F.). — Della influenza della luce sullo sviluppo delle uova degli anfibii. *Monitore Zool. It.*, 1895, VIII, 4, p. 90-96 et 1907, VIII, 5, p. 105-110.
- * CHIEVITZ (J. H.). — Untersuchungen über die Area centralis Retinæ. *Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.)*, 1889-1891.
- CIACCIO (G.-V.). — Osservazioni intorno alla membrana di Descemet e al suo endotelio con una descrizione anatom. dell'occhio della talpa europea. *Mem. della Acc. delle Sc. di Bologna*, 1875, V, ser. 3.
- CILIMBARIS (P.-A.). — Ueber Pigmentzellen in der Hornhaut des Schafes. *Arch. f. Mikr. Anat.*, vol. 75, p. 689, 1910.
- COBB (PERCY W.) — The relation between field brightness and the speed of retinal impression. *Journ. of exper. psychol.*, 1923, VI, 2, p. 138.
- COBLENTZ (W.-W.). — The transmissive properties of tinted leuses. *Amer. Journ. of Ophthal.*, vol. 15, p. 932, 1932.
- COLE (LÉON J.). — The influence of direction of intensity of light in determining the phototropic responses of organisms. *Journ. comp. Neurol. and Psychol.*, 1907, XVII, p. 192.
- DESFOSSÉS (L.). — Etude de l'œil du Protée. *Arch. d'ophtal.*, 1882, p. 406-417.
- DETWILER (S.-R.). — Studies on the retina. Photometrical responses in the retina of Eremias Argus. *Journ. of exper. Zool.*, 1923, 37, 1, p. 88-89.
- DETWILER (S.-R.). — Some experimental observations on the retina of the gecko. *Proceed. of the Soc. f. exp. biol. and med.*, 1923, 20, 4, p. 214-216.
- DETWILER (S.-R.) and LAURENT (HENRY). — Studies on the retina; the structure of the retina of *Phrynosoma cornutum*. *Journ. of comp.*, 1920, 33, 3, p. 347-356.
- DITTLER. — Ueber Zapfenkontraktion an der isolierten Netzhaut. *Bul. inst. de l'Ac. Sc. de Prague*, 1907, 117, p. 1.
- DITTLER. — Ueber die chemische Reaktion der isolierten Froschnetzhaut. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1907, 120, p. 44-50.
- DOGIEL (J.). — Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina des Ganoiden, Reptilien, Vogel und Säugetiere. *Anatomischer Anzeiger*, 1888, 111.
- DOHRN (ANTON). — Zur phylogese des Wirbeltierauges. *Mitteilungen aus der Zool. stat. zu Neapel*, 1885, VI.
- DROUIN (ALPHONSE). — De la pupille. Le Mans, 1876.
- DUKE-ELDER (W.-S.). — Recent advances in ophthalmology. Philadelphia, 1925.

- EDRIGE-GREEN (F.-W.). — The theory of vision. *Brit. journ. of ophtal.*, 1920, 4, 9, p. 409-412.
- ERHARD (H.). — Messende Untersuchungen ueber den Farbensinn der Vögel. *Zool. Jahrb. (Zool. Physiol.)*, vol. 41, p. 489-552.
- EXNER (SIGMUND). — Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des Zusammengeetzten Auges. *Wiener Sitzungsber (Math. natur. Kl.)*, 1875, 72, 3.
- * EXNER und JANNUSCHKE. — Die Stabchenwanderung im Auge vom *Abramis brama* bei Lichtveränderung. *Bericht d. k. k. Akad. d. Wissensch. zu Wienn (Math. natur. Kl.)*, 1906, 115, 3.
- EWALD und KRUKENBERG. — Ueber die Verbreitung des Guanin, besonders über sein vorkommen in der Haut von Amphibien, Reptilien und Petromyzon. *Heidelberger Untersuch. IV*, 1882, p. 253.
- FEENESTRA (T.-P.). — Sur les mouvements de l'iris. *Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des animaux*, 1922, VII, p. 251.
- FOA e VITERBI. — Sulla cataratta diabetica sperimentale. *Arch. d'ottalm.*, 1907, 14, 10, 11, 12.
- FOLINEA (GUIDO). — Sulle modificazioni del potere ossidante che awengono nella retina di un occhio mantenuto nell' oscurita quando l'altro occhio si espone alla luce. *Arch. d'ottalm.*, 1911, 18, 2, p. 685-712.
- FONTANA (FELICE). — Dei moti dell' iride. *Lucca*, 1765.
- FRANZ (VICTOR). — Zur Anat. Histol. u. funktionellen gestaltung des Selacheerauges. *Jenaische Zeit. f. Naturwiss.*, 1905, 40, N. F. 33, 4, p. 697.
- FRANZ (VICTOR). — Bau des Entenauges u. theorie des Teleskopauges. *Biol. Central.*, 1907, 27, p. 271.
- FRANZ (VICTOR). — Das Peeten, der Fächer im Auge der Vögel. *Biol. Central.*, 1908-1909, 27.
- FRANZ (VICTOR). — Studien zur vergleichenden Anatomie der Augender Sauge-tiere. *Arch. f. verg. ophtal.*, 1911, 11, 2-3, p. 180-217.
- * FRANZ (VICTOR). — Sehorgan. *Oppel's Lehrbuch der Vergleichen den mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*, Teil VII, Jeux, 1913.
- FRIEDMAN (B.). — The blue arcs of the retina. *Arch. f. Opht.*, V. 6, p. 663, 1931.
- FRISCH (VON K.). — Demonstration von Versuchen zum nachweiss des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinder Tieren. *Verh. d. Deutsch. Zool. Genells 24 Fahres versamml. in Freiburg*, 1914.
- * FRISCH (VON K.). — Das Problem des tierischen Farbensinnes. *Naturwissenschaften*, 1923, 11, 24, p. 470-476.
- FRITSCH (G.). — Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. *Berlin*, 1878.
- FRITSCH (G.). — Die Retina elemente und die Dreifarbentheorie. *Abh. d. k. press. Akad. d. Wiss., Berlin, physikal.*, Abh. II, p. 1-19, 1904.
- FRITSCH (G.). — Beiträge zur histologie des Auges von *Pteropus*. *Zeits. für wissensch. Zool.*, 1911, 98, 2, p. 288-296.
- FRORIEP (AUGUST). — Ueber die Herleitung des Wirbeltierauges vom Auge der ascidienlarve. *Anat. Anz.*, 1906, 26, E. H.
- FRUGINELE (C). — Sul cosiddetto muscolo dilatatore della pupilla nell' uomo e nei mammiferi. *Gaz. inter. di med. prat.*, 1899, 1-2, Napoli.
- GAGE (F. M.). — An experimental investigation of the mesurability of visual sensation. *Proceed. Roy. Soc.*, 1934, 116, p. 103.
- * GARTEN (S.). — Ueber die Veränderungen des Schpurgurs durch Licht. *Arch. f. Ophtal.*, 1906, 63, 1, p. 112.

- * GARTEN (S.). — Die veränderungen der Netzhaut durch Licht *Graefe Saemisch' Handb.*, 1907, 11. Aufl. III, Kap. XII.
- * GARTEN (S.). — Bemerkungen zu dem Aufsatz von D. Fritz Schanz : Das sehen der farben. *Zeitsch. f. Augenheilkunde*, 1922, 67, 4, p. 187-190.
- * GEGENBAUR (CARL). — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig, 1859, 1872.
- GIERSE. — Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclinideus*. *Morphol. Jahrb.*, 1904, 32.
- GIFFORD (S.-R.) and PUTTENUG (I.). — Some facts concerning cataracta nigra and cataracta brunescens. *Amer. Journ. of Ophthalm.*, 1933.
- GRANEDIGO (PIETRO). — Della visione. Padova, 1888.
- * GREEF (RICHARD). — Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. *Graefe Saemisch's Handb.*, 1899, 11. Aufl. Bd. 1, Kap. V.
- GROSSKOPFF (W.). — Die Markstreifen in der Netzhaut des Kaninchens und des Hasen. *Anat. Hefte*, Abt. 1, Bd. II, p. 1-25, 1893.
- GUNN (M.). — On the eye of *Ornithorhynchus paradoxus*. *Journ. of Anat. and Physiol.*, 1884, p. 401.
- GUTH. — Ueber die motorische Wirkung des Lichtes auf des sphincter pupillæ des Aal. und froschauges. *Pflüger's Archiv. der ges. Physiol.*, 1901, 85.
- HAAB (OSCAR). — Der Sehpurpur und seine Beziehung zum Sehact. *Correspondenzblatt. f. Schweizer Aerzte*, vol. IX, p. 641-647-674-679, 1879.
- HAAB (OSCAR). — Beobachtung eines neuen Pupillarreflexes. *Korrespondenzbl. f. Schweizer Aerzte*, 1886, VI et *Archiv. f. Augenheilkunde*, 1902, 46, p. 1 à 29.
- HAAS (DE). — Lichtprickels en Retina stromen. *Inaug. Dissert Leyden*, 1903.
- HAHN (E.). — Ueber den Farbensinn der Tagvögel und die Zapfenölkugeln. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, vol. 116, p. 1-42, 1927.
- HALDANE (J.-S.). — The physiological significance of Weber's law and colour contrast in vision. *J. Physiol.*, 1933, 7-9, p. 121.
- HAMADA (T.). — On the difference in staining reaction of *Rana esculenta* visual cells in darkness and light. *Okayama Igakkwai Zasshi*, 39, 1927.
- HAMILTON (W.-F.). — A direct method of testing color vision in lower animals. *Proceed. of the nat. Acad. of Sc. U. S. A.*, 1922, VIII, 12, p. 350-353.
- HANNOVER (ADOLPH). — Das Auge. Leipzig, 1852.
- * HECHT (SELIG). — The photochemical nature of the photosensory process. *Journ. of general Physiol.*, 1920, 11, 3, p. 229.
- HECHT (SELIG). — Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes. *Ergebn. des Physiol.*, 1931, 32, p. 243.
- HEINE (ED.). — Ueber das Sehen der Wirbeltiere und Koppfüsser. *Physiol. Verein Kiel. Münch. med. Wochenschr.*, 1908, p. 938.
- HENNING (H.). — Optische Versuche an Vögeln und Schildkröte und die Bedeutung der roten Ölkugeln im Auge. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, V. 178, p. 91-123, 1920.
- HESS (CARL). — Methoden zur Untersuchung des Licht und Farbensinnes sowie des Pupillenspieles. *Handb. der biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von E. Abderhalden*. Berlin, 1921.
- HESS (CARL). — Gesichtssinn. *Handbuch der Vergleichenden Physiol. herausg. v. Hans Winterstein*, 1913, Jence, IV, p. 555-840.
- HESS (CARL). — Untersuchungen über den Lichtsinn der Fischen. *Arch. f. Augenheilkunde*, 1909, E. H. p. 1-38.
- HESS (CARL). — Beschreibung des Auges von *Talpa europæa* und von *Protus anguineus*. *Arch. f. Ophthal.*, 1889, 35, 1, p. 1-19.

- HESS (CARL). — Untersuchungen über den Lichtsinn und Farbensinn bei Tagvögeln. *Arch. f. Augenheilkunde*, 1907, 67, 4.
- HILDRETH (H.-R.). — Refraction and chromatic aberration of the eye. *Amer. Jl. of ophthalm.*, vol. 15, p. 1078-1079, 1932.
- HILLEBRAND (F.). — Ueber die specifische Helligkeit der Farben. *Wiener Sitzungsber.*, 1899, 98, 3, p. 70.
- HIMSTEDT (F.) und NÄGEL (W. A.). — Die Verteilung der Reizwerte f. die Froschnezhaut im Dispersion spektrum der Gesichtes, mittels der Aktionsströme untersucht. *Bericht der natur. ges. Freiburg*, 1901, 11, p. 153-162.
- HIMSTEDT (F.) und NÄGEL (W. A.). — Versuche über die Reizwirkung verschiedener Strahlenarten auf Menschen und Tieraugen. *Festschrift der Univers. Freiburg*, 1902.
- HIRSCHBERG (JULIUS). — Zur vergleichenden Ophthalmoskopie. *Arch. für Anat. und Physiol.*, 1882, p. 81-124.
- HIRSCHBERG (JULIUS). — Zur Dioptrik und Ophthalmoscopie der Fisch und Amphibienaugen. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1882, p. 493-526.
- HIRSCHBERG (JULIUS). — Ueber das Auge des Katzens. *Centralblatt f. praktische Augenheilkunde*, 1891, 15 (supp.), p. 385-390.
- HOFFMANN (C.-K.). — Zur Anatomie der Retina. II. Ueber den Bau der Retina bei den Wirbelthieren. *Niederl. Arch. f. Zool.*, 1896, vol. III, p. 195.
- HOLM (E.). — Das gelbe Makulapigment und seine optische Bedeutung. *Arch. f. Ophthalm.*, 1922, vol. 108, p. 1-85.
- HONIGMANN (HANS). — Untersuchungen über lichtempfindlichkeit und adaptierung des Vogelauges. *Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1921, 189, 1, 3, p. 1-72.
- HOUGHTON (H.-G.). — The transmission of visible light through fog. *Phys. Rev.*, 1931, p. 152-158, vol. 38.
- HOSOGA (Y.) und BAYER (V.). — Spektrale Absorption des Schpurpurs vor und nach Belichtung. *Pflüger's Archiv.*, 1932, 231, p. 563.
- HÜFNER (G.). — Ueber die Farbe des Wassers. *Arch. f. Physiol.*, 1891, p. 88-102.
- HULBURT (E.-O.). — On the penetration of daylight into the sea. *Jl. optical. Soc. Amer.*, 1932, vol. 22, p. 407.
- HUSEN (V.) EBBA. — Zur kenntniß des Pekten im Vogelauge. *Zool. Jahrb. (Abth. f. Anat.)*, 1913, 36, 2, p. 215-270.
- JELGERSMA (G.). — Der Ursprung des Wirbeltierauges. *Gegenbaurs morphol. Jahrb.* 1906, 35, 1, 2, p. 377.
- JOAL. — Psychologie. 11. Aufl. Stuttgart und Berlin, 1903.
- JOHNSON (GEORGE LINDSAY). — Contributions to the comparative of the mammalian eye. *Phil. transaction of the R. Soc. of London*, 1901, ser. B. 194, p. 1-82.
- JOLY (J.). — A quantum theory of vision. *Optician*, 1922, 63. N. N. 1636-1638.
- KAJIKAWA JINICHI. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Vogelauges. *Arch. f. Ophthalm.*, 1923, 112, 2, p. 260-346.
- KALISCHER (OTTO). — Weitere Mitteilung über Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf den Gebieten der Gehör-geruchs und Farben Sinnes. *Arch. f. Physiol.*, 1909, p. 303-322.
- KALT (E.). — Anatomie et physiologie comparées de l'appareil oculaire. *Encycl. franç. d'Ophthalm. Lagrange-Valude*, 1905, Paris, 11, p. 685-942.
- KAMMERER (PAUL). — Dunkeltiere in Licht und Lichtiere im Dunkel. *Naturwissenschaften*, 1920, 8, 2, p. 28.
- KAMMERER (PAUL). — Die Zeichnung von *Salamandra maculosa* in durchfal-

- lenden farbigen Licht. *Arch. f. Entwickl. d. organismen*, 1922, 50, 1, 2, p. 79.
- KARSTEN (HILDEGARD) — Das Auge *Periophthalmus kolreuteri*. *Jenaische Zeitsch. f. naturwiss.*, 1923, 59, 1, p. 115-154.
- KATZ und REVESZ (G.). — Experimentell-psychologische Untersuchungen mit Hühnern. *Zeits. f. Psychol.*, 1908, 50, p. 93.
- KEIBEL (FRANZ). — Die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltieraugen. *Klinische Monatsbl. f. Augenheilk.*, 1906, 44, 2, p. 132.
- KITTREDGE (EDWINA). — Some experiments on the brightness walse or red for the light adapted eye of the calf. *Journ. of comp. psychol.*, 1923, 111, 2, p. 141-145.
- KOLMER (W.). — Ueber das Auge des Eisvogels (*Alcedo attis attis*). *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1924, 204, p. 266-274.
- KOLMER (W.). — Zur Kenntniss des Auges der Primaten. *Zeits. f. Anat. u. Entwickel.*, 1930, vol. 93, p. 679-722.
- KONING (ARTUR). — Ueber den menschlichen Seepurpur und seine Bedeutung für das Sehen. *Ber. der. Akad. der Wiss. Zu Berlin*, 1894, p. 577-598.
- KONIGSHÖFER (O.). — Ueber das Augen des Wilden. *Monatsbl. d. allg. deutsch. Jagdschutzverein*, 1899, 111, N. 17.
- KOHL (C.). — Einige notizen über das Auge der *Talpa europæa* und *Protus anguineus*. *Zoologischen Anzeiger*, 1889, 12, p. 312-313.
- KOHL (C.). — Vorläufige Mitteilung über das Auge von *Protus anguineus*. *Zoologischer Anzeiger*, 1891, 14, N. 376.
- KORANYI (V. A.). — Ueber die Reizbarkeit der Froschart. gegen Licht und Wärme. *Central. für Physiol.*, 1893, 6, p. 6.
- * KOTTGEN (E.) und ABELSDORFF (G.). — Die Arten des Sehpurpurs in Wirbeltierreihe. *Sitzungsberg d. Akad. d. Wiss. Berlin*, 1895, 38.
- KOTTGEN (E.) und ABELSDORFF (G.). — Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei Wilbertieren. *Zeits. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorgane*, 1896, 12, p. 161-184.
- KRAUSSE (W.). — Die Retina der Fische. *Internat. monat. f. Anato. und Physiol.*, 1886, 3, 1-2.
- * KRAUSE (W.). — Die Retina. *Morphol. Jahrb.*, 1894, 11.
- KRIES (V. J.). — Ueber die funktion der Netzhautstäbchen. *Zeit. f. Psychol.*, 1895, 9, p. 81 et *Arch. f. Ophtal.*, 1896, 42, p. 95.
- * KÜHNE (WILHELM). — Ueber den Sehpurpur. *Unters. a. d. Physiol. Inst. Zu Heidelberg*, 1877, 1, p. 15-103.
- KÜHNE (WILHELM). — Chemische Vorgänge in der Netzhaut. *Herm. Handb. der Physiol.*, 1879, 111, p. 235.
- KÜHNE (W.) und SEWALL (H.). — Zur Physiologie des Sehepithels insbesondere der Fische. *Unters. a. d. Physiol. Inst. Zu Heidelberg*, 1880, 111, p. 89.
- LAFON (CH.). — Considérations sur la physiologie des mouvements pupillaires. *Arch. d'Opht.*, 1909, p. 428.
- * LAGRANGE. — L'amblyogie crépusculaire. *Rapport prés. à la Soc. d'Ophtalm. de Paris*, 1929.
- LANDOLT (E.). — Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton. *M. Schultz'es Arch.* 1870, 7, p. 81-100 et Inaug. Dissert, Lemberg, 1870.
- LANGE (HERMANN) und MAX (SIMON). — Ueber Phosphorsaureausscheidung der Netzhaut bei Belichtung. *Hopp. Seylem Zeits. f. physiol. Chem.*, 1922, 120, 1, 3, p. 1-29.
- LANGENBASCHER (L.). — Vergleichend anatomische Untersuchungen über die

- Blutgefäß der Netzhaut des Auges. *Æsterr. Viertelg. f. Veterinarkunde*, 1880, 53, 2, p. 121-150.
- LANGENDORFF (O.). — Ciliarganglien und oculomotorius. *Pfluger's arch. f. d. ges. Physiol.*, 1894, 56, p. 522.
- LASHLEY (K.-S.). — The colour vision of birds. I. The spectrum of the domestic fowl. *Jl. Anim. Behav.*, 1916, 6, p. 1-26.
- LAURENT (HENRY) and DETWILER (S.-R.). — Studies on the retina. The structure of the retina of alligator mississippiensis and its photomechanical changes. *Journ. of exp. Zool.*, 1921, 32, 2, p. 207.
- LEPLAT (GEORGES). — Les plastosomes des cellules visuelles et leur rôle dans la différenciation des cônes et des bâtonnets. *Anat. Anzeiger*, 1913, 8.
- LEUCKART (RUD.). — Organologie des Auges. *Graefle-Saemisch's, Handb. der gesamten Augenheilkunde*, 1875, 1. Aufl. 2, Bd. p. 145.
- LEVI (G.). — Osservazioni sullo sviluppo dei coni e bastoncini della retina degli urodeli. *Lo sperimentale*, 1900, 54, 6.
- LEYDIG (FRANZ). — Beiträge zur mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgesch. (Gesch. d. Rochen u. Haie), 1852, Leipzig.
- LEWIS (WARREN H.). — Experimental studies on the development of the eye in amphibia. *Proceedings assoc. Americ. Anatomist*, 1903 et *Amer. Journ. of Anat.*, 3, 1904.
- LO CASCIO GIROLANO. — Sulla fine costituzione della retina. *Annali d'Ottalm.*, 1923, 51, 6-8.
- LODATO (G.). — I mutamenti della retina sotto l'influenza della luce, di altri agenti fisici e chemici, con speciale riguardo alla reazione chimica. *Arch. di Ottalm.*, 1900, 7, p. 335.
- LOEB (JAQUES). — Heliotropismus der Thiere. *Pfluger's archiv. ges. Pysiol.*, 1890, 47.
- LONNBERG (E.). — Some observations on carotinoid colour substances of fishes. *Arkiv. f. Zool.*, 1931, n° 16, p. 1-11.
- LUCKIESCH (M.). — Visual acuity and light of different colors. *Electrical World*, 1911, 58, p. 1255.
- LUCKIESCH (M.) et MOSS (F.-K.). — The effect of visual acuity of shortening the spectrum at the blue end. *Jl. optical Soc. Amer.*, 1931, 10, p. 275-281.
- LUNA (EMERICO). — Ricerche istologiche sulla retina dei vertebrati. *Mon. Zool. Ital.*, 1911, 22, 5, p. 119.
- LUNA (EMERICO). — Nuove ricerche sulla biologie del condrioma. Condriosomi e pigmento retinico. *Anat. Anz.*, 1913, 48, p. 56.
- MAGNUS (R.). — Beiträge zur Pupillenreaktion des Aal. und Froschauges. *Zeitsc. f. Biol.*, 1899, 38, p. 403-422.
- MAGNUS (R.). — Die pupillarreaktion der Octopoden. *Pfluger's arch. f. d. ges. Pysiol.*, 1902, 92.
- MAJIMA (K.). — Studien ueber die Structur des Sehzellen und der Pigment epithelzellen der Froschnetzhaut. *Arch. f. Ophtalm.*, 1925, 115, p. 286-304.
- MANCA et OVIO. — A) Studi sulla cataratta artificiale. *Arch. di Ottalm.*, 1898, 6. B) Sulla nutrizione del cristallino. *Arch. di Ottalm.*, 1900, 8, 3-4.
- MANN (I.-C.). — Iris pattern in the Vertebrate. *Trans. zool. Soc. London*, 1931, 21, p. 355-413.
- MAYER. — Anatomisch Untersuchungen über das Auge der Cetaceen. Bonn, 1852.
- MENNER (E.). — Ueber die Retina einiger Kleinaffen aus den Familien Callitrichidæ und Cebidae. *Zool. Anz.*, 1931, 95, p. 1-12.

- MERKER (E.). — Die Fluoreszenz und die Lichtdurchlässigkeit der bewohnten Gewässer. *Zool. Jahrb.*, 1931, 49, p. 69-104.
- NEIROWSKY. — Der gegenwärtige Stand der Pigmenthage. *Zentr. f. Haut. und Geschlechtskrankheiten sowie deren Grenzgebiete*, 1923, 8, 3, p. 97-109.
- NORDENSON (J.-W.) et NORDMARK (T.). — Bemerkungen zur Frage ueber die Farbe der macula centralis retinae. *Upsala Läkareforen Forhandl.*, 1928, 33, p. 459-506.
- MELLER (J.). — Rilievi sulla questione del trapiento degli occhi di ratto. *Boll. d'Oculist.*, 1924, Gennaio, p. 42.
- MELLONI MACEDONIO. — Observations sur la coloration de la rétine et du cristallin (lettre à M. Arago). *C. R. Acad. Sci.*, 1842, p. 1823.
- METCALF (MAYNARD M.). — Salpa and the phylogeny of the eyes of vertebrata. *Anat. Anzeiger*, 1906, 29-19 20, p. 526.
- MOESCHLER (HANS). — Untersuchungen über Pigmentiterung der Hornhautruckfläche bei 395 am Spaltlamphenmikroskop untersuchten Augen gesunder Personen. *Zeitsc. f. Augenh.*, 1922, 48, 4-5, p. 195-202.
- MORANO (FRANCESCO). — Die pigmentschicht der Retina. *Arch. f. mik. Anat.*, 1871, 8, p. 81-91.
- MÜLLER (W.). — Ueber die stammesentwicklung des Sehorgans von Wirbeltieren. Leipzig, 1875.
- NAGEL (W. A.). — Adaptation Dammeruriggsschen und Duplizitatstheorie. *Hemholt. Handb. der. Physiol. optik.*, 1911, 111. Auff. 11, p. 264. Hamburg und Leipzig.
- NEGRI (PIETRO) e RICCIARELLI (VITTORIO). — Oftalmoiatria Veterinaria. Milano (Hœpli), 1907.
- NICATI (WILLIAM). — Physiologie oculaire. Paris, 1909.
- ORBELL. — Réflexes conditionnels du côté de l'œil chez le chien. *Arch. d. Sc. biolog.*, 1907, 14.
- OVIO. — Anatomie et physiologie de l'œil dans la série animale. Traduction Ch. DEJEAN. Paris, Alcan, 1927.
- PARDO (RUGGERO). — Reazioni della retina allo stimolo luminoso. *Modena*, 1911.
- PARINAUD (H.). — La vision. Paris (Doin), 1898.
- PARSONS (J.-H.). — An introduction to the study of colour vision. 2^e éd. Cambridge. University press, 1924.
- PEARSE. — The reactions of the amphibians to light *Proc. Amer. Acad. Arts et Sci.*, 1910, 45, p. 161-208.
- PERGENS. — Action de la lumière sur la rétine. *Travaux de l'Institut Solvay*, 1896, I, 1-2 et *An. de la Soc. R. des Sc. méd. et nat. de Bruxelles*, 1896.
- PETIT (DU) POURTOUR (FRANÇOIS). — Descript. anat. de l'œil de l'espèce de hibou appelé ulula. *Hist. de la R. Acad. Sc.*, année 1736, p. 126-146. Paris, 1739.
- PETIT (DU) POURTOUR (FRANÇOIS). — Descript. anat. des yeux de la grenouille et de la tortue. *Hist. de la R. Acad. Sci.*, année 1937, p. 142-160. Paris, 1740.
- PIERON (H.) et FRANÇOIS (M.). — Le pourpre rétinien est-il l'unique substance photochimique commune aux cônes et aux bâtonnets de la rétine? *C. R. Soc. biol.*, t. 91, 1923.
- PIPER (H.). — Ueber Dunkeladaptation. *Zeitsch. f. Psych. u. Physiol. der Simesorgane*, 1903, 31, p. 161-214.
- PIPER (H.). — Ueber das elektromotorische Verhalten der Retina bei *Eledone moschata*. *Arch. f. Anat. u. Phys. (Phys. Abth.)*, 1904, p. 453.
- PIPER (H.). — Untersuchungen über das elektromotorischen Verhalten der Netzhaut bei Warmblutern. *Archiv f. Anat. und Physiol.*, 1905.

- PLATEAU (FÉLIX). — Sur la vision des amphibiens et poissons. *Bul. de l'Acad. roy. de Belgique*, 186, 633.
- POLIMANTI (OSVALDO). — Sulla valenza motoria della pupilla. *Arch. d'ottalm.*, 1904, Luglio, 14.
- PONTHUS. — Sur l'inégale sensibilité à la lumière des parties périphériques de la rétine. *C. R. Soc. biol.*, 1932, 110, p. 854.
- PURKINGE (JOHANN). — Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. *Zweites Bd. Neuebeiträge Zur Kenntniss der Sehens in subjectiver Hinsicht*. Berlin, 1825.
- PÜTTER (A.). — Organologie des Auges. *Graefes Saemisch's Handbuch.*, 1912, III. Aufl. I. Th. X, Kap.
- QUIDOR (A.) et HERUBEL (MARCEL-A.). — Sur la psycho-physiologie des phénomènes visuels chez les animaux. *C. R. Ac. Sc.*, 1923, 177, 18, p. 838.
- * RAMON Y CAJAL (S.). — La rétine des Vertébrés. *La Cellule*, 1892, 9, 1.
- * RAMON Y CAJAL (S.). — Histologie du système nerveux. Paris, 1911.
- RAMON Y CAJAL (S.). — Bau der Sehsphäre der Katze. *Arch. de neurol.*, 1921, 11, 4, p. 338-362.
- RANVIER (LOUIS). — Cornée. *Leçons d'Anat. génér. faites au collège de France*. Année 1878-1879, 1881, Paris.
- RASELLI (ADOLPHO). — Morphologisches und Funktionelles über den Muskelapparat in der Iris der Katze. *Arch. für Ophtalm.*, 1923, 111, 3-4, p. 309-329.
- RAWITZ (BERNHARD). — Zur Physiologie der Cephalopodenretina. *Arch. f. Anat. med. Physiol. (Physiol. Abth.)*, 1891, 5-6, p. 367-372.
- RAYLEIGH. — Experiments on colour. *Nature*, 1881, 24, p. 264.
- REED (C.-I.). — Physiological evidence of the existence of a non visual afferent mechanism in the eye. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1923, 65, 3, p. 477-481.
- REICH (M.). — Zur Histologie der Hechtretina. *Arch. für Ophtalm.*, 1874, 20, 1, p. 1-14.
- RICCO (ANNIBALE). — Sulla percezione e persistenza delle Sensazioni dei colori. *Atti dell. Acad. di Modena*, 1875.
- RICHET (CHARLES) et BRÉGUET (ANT.). — De l'influence de la durée et de l'intensité sur la perception lumineuse. *C. R. Ac. Sc.*, 1879, 88, 1, p. 239.
- RICIARDI (SEBASTIANO). — Sull' outrio dei cefalopodi. *Atti della Soc. Toscana di Sci. Nat.*, 1879, Pisa, 1, p. 59 et *Zool. Anzeiger*, 1879, 11, p. 138-140.
- RITTER (W. E.). — On the eyes, the intergumentary sense papillar and the integument of the san diego blind fish (*Typhelogobius californiensis*). *Museum comp. Zool. Harvard College*, 1893, 24, 3.
- ROCHAT (G.-F.) und BENJAMINS (C.-E.). — Einige Bemerkungen über die Anatomie der Tränenwege des Kaninchens. *Arch. für Ophtalm.*, 1915, 91, 1, p. 66-81.
- ROAF (H.-E.). — The absorption of light by the coloured globuls in the retina of the domestic hen. *Proc. Roy. Soc. London*, B. 1929, 105, p. 371-374.
- ROAF (H.-E.). — Colour vision. *Physiol. Reviews*, 1933, 13, p. 43-79.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Notes sur quelques points du développement de l'œil chez *Scyllium canicula* et *Acanthia vulgaris*. *Arch. de Zool. expérim. et génér.*, t. 75, p. 221-233, 1933.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les yeux des reptiles. *Bul. du Muséum*, 1931, t. III, p. 399-422.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Topographie et fonction des fovæ centrales et des fovæ latérales chez les oiseaux pourvus de deux fovæ rétiniennees, lignes de vision binoculaire et de vision indépendante. *Annales d'Oculistique*, 1923, t. 160, p. 769.

- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.) et ROULE (L.) — Observations sur le comportement et la structure de l'œil chez *Blennius Basilicus*, CV. *Bul. Muséum d'hist. nat.*, 1927, n° 2.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Notes sur quelques points du développement de l'œil chez *Scyllium canicula* et *Acanthias vulgaris*. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 1933, t. 75, p. 221.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — La protection de la cornée chez les Vertébrés qui rampent (serpents et poissons anguiformes). *Ann. d'Oculistique*, 1916, mai.
- ROCHON DUVIGNEAUD (A.). — La fovea et ses fonctions dans la série des Vertébrés. *Soc. franç. d'Ophth.*, 1934, n° de février.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Une méthode de détermination du champ visuel chez les Vertébrés. *Ann. d'Ocul.*, 1922, t. 159, p. 561.
- ROCHON DUVIGNEAUD (A.). — Notes sur quelques points du développement de l'œil chez *Scyllium canicula* et *Acanthias vulgaris*. *Arch. de Zool. expér. et génér.*, 1933, t. 75, p. 221-233.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — L'œil et la vision des Mégachéiroptères. *Arch. de biol.*, 1930, t. 11, p. 151.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Le caméléon et son œil. *Ann. d'Ocul.*, 1933, t. 170, p. 177.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — La réfraction des petits yeux chez les animaux et l'utilisation des images rétinienne défectueuses. *Bul. Soc. fr. d'Ophthal.*, 1925, mai.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Notes sur quelques points du développement de l'œil chez *Scyllium canicula* et *Acanthias vulgaris*. *Arch. de Zool. expér.*, second volume jubilaire, 1933, t. 75, p. 221.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Détermination du champ visuel anatomique monoculaire du cheval par la méthode de l'image trans-sclérale. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 180, p. 765.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Le caméléon et son œil. *Ann. d'Ocul.*, 1933, t. 170, p. 177.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Appareils pour la détermination du champ visuel anatomique par la méthode de l'image trans-sclérale. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 180, p. 542.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Essai de détermination du champ visuel anatomique binoculaire du cheval. *C. R. Acad. Sc.*, 1925, t. 181, p. 145.
- ROCHON DUVIGNEAUD (A.). — L'œil de l'aigle. *Ann. d'Ocul.*, 1919, 156, 6, p. 376.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Quelques données sur la fovea des oiseaux. *Ann. d'Ocul.*, 1911, 156, 12, p. 718-732.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — La situation des foveæ simples et doubles dans la rétine des Oiseaux et le problème de leurs relations fonctionnelles. *Ann. d'Ocul.*, 1920, 157, 11, p. 673-680.
- ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Contribution à la physiologie de la vision de la Chouette chevêche. *Ann. d'Ocul.*, 1921, 158, 8, p. 561-567.
- * ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Recherches sur l'œil et la vision des Vertébrés. Barnéoud, Laval, 1932.
- SALA. — Contributo allo studio della fine struttura della retina. *Boll. del. Soc. Med. Chir. di Pavia*, 1904, giugno.
- SATTLER (H.). — Ueber die Tapeta der Saugethieraugen und analoge Bildungen in der Aderhaut der Menschen mit besonderer Berücksichtigung des Elephanten- und wallfischauges. *Wiener med. Jarb.*, 1876, 4, H.
- SCHANZ (FRITZ). — Das Sehen. *Münchener und Wochenschrift*, 1921, 68, 48, p. 1390.

- SCHANZ (FRITZ). — Zur theorie der Sehens. *Zeitsch. für Augenhehl.*, 1922, 47, 6, p. 351-355.
- SCHANENBURG (C.-H.). — Der Augenspiet. Lehr, 1854.
- SCHENERING (LUDWIG). — Beobachtungen und Betrachtungen über die Beziehungen der Augen zum Nahrungserwerbunq bei Fischen. *Zool. Jahrb. (Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol.)*, 1921, 38, 1, p. 113-136.
- SCHIEFFERDECKER (P.). — Ueber das Fischeauge. *Anat. Anz.*, 1887, 2, p. 381-382.
- SCHLEICH (G.). — Vergleichende Augenheilkunde *Graefe Saemisch's Handbuch*, 1922, 11. Aufl. X, 21.
- * SCHULTZE (MAX). — Zur Anatomie Physiologie der Retina. Bonn, 1866.
- SCHULTZE (MAX). — Ueber die Nervendigung in der Netzhaut des Auges bei Menschen und bei Tieren. *Sitzung. nieder. gesell. f. natur. und Heilkunde*. Bonn, 1869.
- SCHULTZE (MAX). — Ueber die Retina der neunaugen. *Sitzung. nieder. gesell. f. natur. und Heilkunde*, 6 novembre 1871.
- SCHULTZE (MAX). — Ueber den Bau der Netzhaut von *Nyctipithecus felinus*. *Sitz. nieder. gesell. f. natur. und Heilkunde*, 22 juli, 1872.
- SCHULTZE (MAX). — Ueber die Retina der Stors. *Sitz. nieder. gesell. f. natur. und Heilkunde*, 2 déc. 1872.
- SCHULTZE (OSCAR). — Zur Entwicklungsgeschichte des Gefasssystem im Säugetierauge. *Festschrift Zu Kolliker's Jubiläum*, Leipzig, 1892.
- STEINACH (EUGEN). — Untersuchungen zur vergleich Physiologie der Iris. *Pfluger's archiv. f. d. ges. Physiol.*, 1890, 47, p. 289-340.
- STEINACH (EUGEN). — Ueber die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den sphincter pupillae bei Amphibien und Fischen. *Pfluger's arch. f. d. ges. Physiol.*, 1892, 52, p. 495-525.
- STEINACH (EUGEN). — Ueber die lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden. *Pflüger's arch. f. d. ges. Physiol.*, 1901, 87, p. 38.
- STEINER (J.). — Die Funktionen des centralnervensystems und ihre Phylogenese. *Sitz. dir Berliner akad. d. Wiss.*, 1890, p. 39.
- STEINER (L.). — La pigmentation de l'épithélium conjonctival et cornéen. *Ann. d'Ocul.*, 1923, 160, 2, p. 137-144.
- SCHWALBE (G.). — Mikroskopische Anatomie des Sehnerven der Netzhaut und des Glaskörpers, 1874. *Graefe saemisch Handb. d. ges. Augenheilk.*
- SIVEN. — Studien ueber die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut als Vermittler von Farbenempfindungen. *Skand. Arch. f. Physiol.*, 1905, 17, p. 306-388.
- STUDNITZ. — Ueber die Lichtabsorption der Retina und die photosensiblen Substanzen der Stäbchen und Zapfen. *Pfluger's archiv.*, 1932, 230, p. 614.
- STUDNITZ. — Studien zur Vergleichenden physiologie des Iris. *Id.*, 229, p. 492.
- STUDNITZ. — Ueber die chemische Reaktion und Cephalopodenretina. *Zt. f. Vergl. Physiol.*, 1933, p. 615.
- TARTUFERI (FERRUCCIO). — Sulla anatomia della retina. *Archiv. di Sci. Mediche*, 1887, 11, 16.
- TEN CATE (JASPER). — Les mouvements spontanés de l'iris isolé. *Arch. néerl. de physiol.*, 1921, 6, 2, p. 258-268.
- TERNI (TULLIO). — Sul muleo accessorio di origine del nervo abducente nei rettili. *Monitore Zool. It.*, 1921, 32, 5-6, p. 67-76.
- TODARO (FRANCESCO). — Sull' origine flogenetica degli ocetri dei vertebrati. *Atti del 120 congr. dell' Assoc. med. Ital. tenuto im Pavia*, 1888. Sett. 1887, 1, p. 274.
- TORELLE (ELLEN). — The response of the frog to light. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1903, 9, 6, p. 466-468.

- TRENDELENBERG (W.). — Vorkommen von Sehpurpur in Fleettermansaugen. *Engel. archiv. suppl.*, 1904, p. 228.
- TRENDELENBERG (W.). — Die objektiv feststellbaren Lichtwirkungen and der Netzhaut. *Ergeb. d. physiol.*, 1911, 11, p. 1-40.
- TRETIKOFF (D.). — Die vordere Augenhälfte des Frosches. *Zeits. für wissensch. Zool.*, 1906, 80, 3, p. 327-410.
- TRETIKOFF (D.). — Der musculus protractor lentis im Urodelenauge. *Anatom. Anzeiger*, 1906, 28, p. 25.
- VANG (KARL T.). — The role of vision in the mantal life of the mouse. *Journ. of neurology and Psychol.*, 1910, 20, p. 549-599.
- * VERNE (J.). — Précis d'histologie. Masson. Paris, 1934.
- VERRIER (M.-L.). — La structure de l'œil de *Claricus Batrachus* L. et d'*Ameiurus nebulosus* Lesueur. Ses rapports avec l'habitat et le comportement biologique de ces deux siluridés. *Bul. Soc. Zool. de France*, 1927, t. 52, p. 581.
- VERRIER (M.-L.). — Détermination de l'étendue des champs de vision anatomique chez quelques Téléostéens. *Bul. Soc. Zool. de France*, 1927, t. 52, p. 329.
- VERRIER (M. L.). — Le sens visuel chez les Vertébrés. *Journ. de psychol. norm. et pathol.*, 1928, p. 74.
- VERRIER (M.-L.). — Sur la présence et la structure d'une fovea rétinienne chez un Percidé : *Serranus cabrilla* L. *C. R. Acad. Sci.*, 1928, t. 186, p. 457.
- VERRIER (M.-L.). — Sur la structure des yeux et la physiologie de la vision chez les Sélaciens. *C. R. Acad. Sci.*, 24 juin 1929.
- VERRIER (M.-L.). — Observations sur le comportement d'un Poisson cavernicole *Typhlichthys Osborni* Eigenmann. *Bul. Muséum*, 1929, t. 1, p. 82.
- VERRIER (M.-L.). — Contribution à l'étude de la vision chez les Sélaciens. *An. sci. nat. Zool.*, 1930, t. 13.
- VERRIER (M.-L.). — Contribution à l'étude des yeux des poissons de grands fonds. Comparaison avec les yeux du Carassin doré macroptilme. *Arch. Zool. expér. et gén.*, 1930, t. 70, p. 58-69.
- VERRIER (M.-L.). — Sur la structure de la rétine d'un Agamidé : *Agama tournevillei* Lataste. Présence d'une fovea. *C. R. Ac. Sc.*, 24 fév. 1930, p. 517.
- VERRIER (M.-L.). — Etude de quelques poissons des grandes profondeurs. *Ann. Inst. océan.*, 1931, t. 10, f. 5, p. 119.
- VERRIER (M.-L.). — Sur les fonctions sensorielles du Poisson-chat, *Ameiurus nebulosus* Lesueur. *C. R. Soc. de biol.*, 1931, t. 107, p. 1052.
- VERRIER (M.-L.). — Sur les organes sensoriels de quelques Poissons des grandes profondeurs. *C. R. Acad. Sc.*, séance du 2 fév. 1931, p. 297.
- VERRIER (M.-L.). — Sur les rapports entre la structure des yeux et le comportement. Indications fournies par l'étude des Reptiles. *Arch. Zool. expér. et génér.*, 1932, t. 74, p. 305.
- VERRIER (M.-L.). — Physiologie comparée des cônes et des bâtonnets. Indications fournies par l'étude du comportement. *C. R. Acad. Sci.*, 1932, séance du 19 déc., p. 1333.
- VERRIER (M.-L.). — Recherches sur les foveæ des Poissons. Etude des yeux de *Julis giofredi* Risso. *C. R. Soc. de biol.*, 1933, t. 113, p. 134.
- VERRIER (M.-L.). — Etude des yeux d'un Blenniide : *Pholis Gunellus* L. Présence d'une fovéa. *Bul. Soc. Zool. de France*, 1933, t. 58, p. 64.
- VERRIER (M.-L.). — Les yeux et la vision de *Cerastes vipera* Wagl. et de *Vipera aspis* L. *C. R. Ac. Sci.*, 6 mars 1933, p. 723.
- * VERRIER (M.-L.). — Recherches sur la vision des Reptiles. Etude comparée

- de la morphologie des cellules visuelles et du pouvoir séparateur de la rétine. *Bul. biol. de la France et de la Belgique*, 1933, t. 67, p. 350.
- VERRIER (M.-L.). — Dualité de la vision et comportement. *Bul. Soc. Zool. de France*, 1934, t. 59, p. 367.
- VERRIER (M.-L.). — Pigments mélaniques, pourpre rétinien et cellules visuelles. *C. R. Soc. biol.*, 1934, t. 115, p. 1590.
- VERRIER (M.-L.). — Le pigment rétinien des Vertébrés et son rôle dans le mécanisme de la vision. *C. R. Soc. biol.*, 1934, t. 115, p. 1078.
- VERRIER (M.-L.). — Les yeux de deux colubrides : *Hypsirhina Enhydryis* Schneider et *Tropidonotus Piscator* Schneider et leurs rapports avec les yeux des autres reptiles. *Bul. Soc. Zool. de France*, 1934, t. 59, p. 363.
- VERRIER (M.-L.). — L'action de la lumière sur le pourpre rétinien. *C. R. Ac. Sc.*, 14 mai 1934, p. 1806.
- VERRIER (M.-L.). — L'excitabilité rétinienne et l'immobilisation réflexe chez les Oiseaux. *C. R. Ac. Sc.*, 198, 1934, t. p. 2280.
- VIRCHOW (HANS). — Ueber Fischenaugen. *Sitz. d. physiol. med. gesell. Zu Würzburg*, 1881, p. 108.
- VIRCHOW (HANS). — Ueber die Glaskörper und Netzhaugefasse des Aales. *Morphol. Jahrb.*, 1881, 7, p. 573-590.
- VIRCHOW (HANS). — Beitr. z. vergleich. Anat. des Auges. Berlin, 1882.
- VIRCHOW (HANS). — Ueber die Augengefässe der Selackier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. *Arch. f. anatom. und Physiol.*, 1890.
- VIRCHOFF (HANS). — Ueber die Netzhaut von *Hatteria punctata*. *Arch. f. anat. u. Physiol.*, 1901, p. 355.
- VIRCHOFF (HANS). — Facher, zapfen, leiste, palster, gelasse in Glaskorperraum von Wierbeltieren. *Merkel. uund Bonnet Ergebnisse*, 1901, 10, p. 720.
- WALLS (G.-L.). — An experimental study of the retina of the brook lamprey. *Entosphenus appendix* (De Kay). *Journ. comp. neurol.*, 1928, 46, p. 465-473.
- WALLS (G. L.). — The photo mechanical changes in the retina of Mamnuals. *Science*, 1928, 67, p. 655-656.
- WALLS (G.-L.). — The reptilian retina. A new concept of visual-cells evolution. *Amer. Journ. Ophthal.*, 1934, 17, p. 892-915.
- WALLS (G.-L.). — Human rods and cônes. The state of Knowledge. *Arch. of Ophthal.*, 1934, 12, p. 914-930.
- WALLS (G.-L.) et JUDDS (H.-D.). — The intra-ocular colour filters of Vertebrates. *Brit. Journ. of Ophthal.*, 1933, 17, p. 641-675 et 705-725.
- WALLS (G.-L.). — The visual cells of Lampreys. *British Journ. of Ophthal.*, 1925, p. 129 147.
- WAELE (A. DE). — Recherches sur l'anatomie comparée de l'œil des Vertébrés. *Intern. monat. für anat. und Physiol.*, 1901, 29, 1, 2.
- WEBER (M.). — Ueber die nebenorgane des Auges der Reptilien. *Archiv. für naturgeschichte*. 43-1.
- WISSENBURG (J.-C.) et TIBOUT (P.-H.-C.). — Choix basé sur l'aperception complexe chez les cobayes. *Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des animaux*, 1921, 6, 2, p. 149-162.
- WOOLLARD. — The differentiation of the retina in the Primates. *Proc. Zool. Soc. London*, 1927, p. 1-17.
- YUDKIN (A.-M.). — The presence of Vitamine A in the retina. *Arch. f. Ophthalm.*, 1931, 6, p. 510-517.
- ZOLONITZKI. — Les Poissons distinguent-ils les couleurs?. *Arch. de Zool. experim.*, 1901, 9.

